TOME XXIX, FASC. 1-2. 1er OCTOBRE 1964.

P2 1956

REVUE DE MYCOLOGIE

Paraissant 5 fois par an

publiée et dirigée par

ROGER HEIM

Membre de l'Institut (Académie des Sciences)
Directeur du Muséum National

2) 23-30
3) 1965-66

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

LABORATOIRE
DE CRYPTOGAMIE
DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
12, RUE DE BUFFON, PARIS (Ve)

Périodique subventionné par le Centre National de la Recherche Scientifique

Source : MNHN, Paris

SOMMAIRE

NOTICE NÉCROLOGIQUE

Roger HEIM. — Ernst Gäumann (1893-1963) (Pl. I) 3

TRAVAUX ORIGINAUX

Mme Panca HEIM. — Le noyau chez les Urédinées (Pl. II, III, IV). 9
André RACOVITZA. — L'influence du mildiou (*Peronospora tabacina* Adam) sur le tabac testée au stade cotylédon (1 fig.) 66
E. HORAK. — Notes sur *Pseudohaeospora* Sing. (2 fig.) 72
M. MASSENOT. — Sur quelques espèces de *Cucurbitaria* du Sud-Est de la France (2 fig.) 82
Claude MOREAU et VUONG HUU HAI. — Etude sur la croissance du *Phlyctaena vagabunda* Desm. à diverses températures (2 graph.) 88
Henri ROMAGNESI. — Sur deux réactions microchimiques associées chez certains Basidiomycètes supérieurs 93
Jean BLUM. — Les Lactaires du groupe *aurantiacus* (1 fig.) 101

⁂

MISE AU POINT DE GÉNÉTIQUE

Patrick JOLY. — Données récentes sur la génétique des Champignons supérieurs (Ascomycètes et Basidiomycètes) 115

⁂

Liste bibliographique 187
Analyses bibliographiques 189

⁂

SUPPLÉMENT

Chronique de l'amateur : Herborisations sous les tropiques, par Georges BECKER 193
Chronique historique : Un Ascomycète en Dauphiné, par le Dr Henry CHAUMARTIN 199
Information 202
Jacques Duché (1901-1964), par Roger HEIM 206
Note rectificative : A propos de *Phialophora*, par F. MANGENOT. 208

Source : MNHN, Paris

P 255

REVUE
DE
MYCOLOGIE

publiée et
dirigée par

ROGER HEIM
Membre de l'Institut (Académie des Sciences)
Directeur du Muséum National d'Histoire Naturelle

TOME VINGT-NEUVIÈME
1964

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

ERNST GÄUMANN
1893-1963

Source : MNHN, Paris

Ernst GÄUMANN (1)

(1893-1963)

Errata

Dans l'article de Mme P. Heim,

en divers endroits, lire *Ochropsora* au lieu de *Ochrospora*

p. 19, lire *euphorbiae-sylvaticae* au lieu de *euphorbiae-sylvatica* et *valerianae-tuberosae* au lieu de *valerianae-tuberosa*

p. 20, lire *Lini* au lieu de *Linii*

p. 27, ligne 4, lire *P. Smyrnii*; 8 chromosomes chez *Zaghouania*.

p. 32, ligne 14, lire *aculeatae*

p. 37, ligne 5, lire 6 chromosomes, et non 8.

Dans l'article de H. Romagnesi,

p. 94, ligne 25, lire connectives, au lieu de connexives

p. 100, ligne 3, lire Hydnangiacées, au lieu de Hydnagiacées.

Dans l'article de J. Blum,

p. 110, ligne 8, lire confirmaient, au lieu de confirmeraient

p. 112, ligne 15, lire *Lactarius*, au lieu de *Lactarus*

Dans l'article de Patrick Joly,

p. 139, tableau I, le sens de la flèche, en bas et à droite, doit être inversé.

Dans l'analyse p. 189, ligne 8, au lieu de facteurs, lire auteurs.

p. 204, ligne infrapaginale, au lieu de *subedule*, lire *subedulis* Heinm.

p. 206, lignes 3, 23, 28; page 207 ligne 16; page 208 ligne 5, supprimer la virgule.

p. 208, ligne 2, au lieu de : du Laboratoire, lire : de Laboratoire.

Source : MNHN, Paris

Ernst GÄUMANN [1]

(1893-1963)

Par M. Roger HEIM (Paris).

(Pl. I)

■

De nationalité suisse, né près de Berne le 6 octobre 1893, M. Ernst Gäumann obtient le grade de docteur en Philosophie dans sa ville natale en 1917, après une soutenance de thèse sur les diverses formes du *Peronospora parasitica*, le mildiou des Crucifères. Puis il part compléter ses études à l'Université d'Upsal jusqu'à la fin de la première guerre mondiale. Il s'est déjà orienté vers l'étude des champignons dits inférieurs, Péronosporées, Saprolégniées et il a trouvé dans l'éminent botaniste et mycologue Edouard Fischer le maître auquel il devra le meilleur de sa formation. Sitôt après la guerre, il entreprend un vaste périple aux Etats-Unis, aux îles Philippines et en Cochinchine : voyage de documentation à travers les stations agronomiques de l'Amérique du Nord, stages profitables à sa formation botanique et qui permettent à son orientation vers la phytopathologie de conquérir de solides données, découverte enfin du milieu américain et du monde asiatique qui ouvrent à son observation la première vision de la flore tropicale et subtropicale. Entre temps, il poursuit ses observations sur les Péronosporées des Chénopodiacées, des Euphorbiacées, des Polygonacées. Peu de mois après, en 1919, ses vœux les plus chers seront comblés : il est nommé directeur de la section de Pathologie végétale à l'Institut de recherches sur les maladies des plantes du Département de l'Agriculture, à Buitenzorg. Il séjournera trois années dans la magnifique station de Java qui fait tant honneur à la colonisation néerlandaise, et il publie diverses notes de Mycologie pure, sur les *Septobasidium* associés aux cochenilles, sur le remarquable genre protobasidié *Iola* dont il précise les caractères et la position taxinomique,

(1) Cette notice nécrologique a été publiée d'autre part dans les *Comptes Rendus* de l'Académie des Sciences, t. 258, p. 1654-1658.

Source : MNHN, Paris

sur des Périsporiales comme les *Lanomyces*, et aussi de phytopathologie, notamment sur les maladies du bananier. On lui doit, en effet, une série d'études sur l'affection de cette plante, appelée « blood disease » — que Gäuman attribue, dans les îles Célèbes, à une bactérie endémique — et un Mémoire sur la bactériose vasculaire du bananier qui sévissait aux Indes néerlandaises et qui n'est autre que la fameuse maladie de Panama qui a détruit tant de bananeraies en Amérique centrale et dont la nature fongique est aujourd'hui établie.

Rentré en Europe en 1922, Ernst Gäumann est désigné comme botaniste à la station fédérale d'essais agricoles de Oerlikon-Zurich. Il y préparera son premier notable travail, sa monographie du genre *Peronospora*, devenue classique et dans laquelle Gäumann introduit, pour différencier des espèces très voisines, parasitant le même support ou des hôtes de proche nature, des données d'ordre biométrique résumées dans des courbes où pour chaque dimension de spore en largeur et en longueur la fréquence est transcrite. Ainsi obtient-il des graphiques concordants, ou au contraire distincts, pour des espèces de *Peronospora* dont l'identification pouvait être, *a priori*, suspectée. Ainsi apporte-t-il par ces données statistiques fort précieuses un moyen nouveau, automatique en quelque sorte, d'usage facile en tout cas, qui constitue pour les systématiciens un critère précis de la spécificité. La notion d'espèce physiologique trouvait dans de telles indications une preuve sérieuse. A Gäumann revient le mérite d'avoir utilisé — l'un des tout premiers en Biologie — cette méthode, que d'autres mycologues, à tout instant, emploient aujourd'hui avec succès. En même temps, Gäumann précisait de nombreuses formes nouvelles de ces champignons parasites, jusque-là par erreur confondus par suite d'un manque de critères distinctifs.

En 1925, Ernst Gäumann est nommé *privat docent*. Il termine alors le traité fondamental, *Vergleichende Morphologie der Pilze*, qui paraîtra chez Gustave Fischer en 1926, et qui constitue peut-être le meilleur traité qui ait été publié à ce jour sur les Champignons en général. Dans ce livre de 600 pages, traduit en anglais par Caroll Dodge, l'auteur, après une introduction générale à la morphologie mycologique, étudie, l'un après l'autre, ordres et familles, en mettant en évidence non seulement les particularités organographiques et morphologiques essentielles, mais aussi et surtout les mécanismes de la reproduction et les phénomènes cytologiques dont les cellules reproductives sont

Source : MNHN, Paris

le siège. Des essais de filiations phylogénétiques pour les grands groupes systématiques résument les vues de l'auteur sur ces divers domaines. On y sent l'influence du maître Edouard Fischer, mais aussi le souci de ne laisser dans l'ombre aucun travail essentiel. Le livre, sous cette première forme et dans la publication nouvelle et résumée (*Die Pilze*) qui l'a suivi (1949), a rendu d'énormes services aux cryptogamistes du monde entier.

En 1927, Ernst Gäumann était appelé comme Professeur à l'Ecole Polytechnique fédérale à Zurich et Directeur de l'Institut de Botanique spéciale. Peu de temps après, il publiait avec Edouard Fischer une Biologie des Champignons parasites des plantes, où les compétences du maître et du disciple se sont ajoutées l'une à l'autre dans une mise au point très remarquable.

Mais sa position au Polytechnicum de Zurich oblige Gäumann à étudier des problèmes plus directement liés à ses préoccupations professorales. Ainsi publie-t-il en 1930 un travail sur la durabilité des bois de conifères et des bois tannants, puis sur l'influence de l'altitude sur la durabilité de celui du mélèze.

Avec Jaag et Stephi Roth, Gäumann étudie le déterminisme des nodosités produites par le *Bacterium radicicola* sur les racines des Légumineuses. Les auteurs imaginent à ce propos une méthode de culture en solution nutritive et, à partir de ce dispositif ingénieux, établissent que la formation des nodosités n'apparaît qu'en milieu pauvre en azote, les tumeurs ne se montrant que là où la teneur en ce corps est faible. Ainsi, il n'y a pas compensation de la teneur en azote de l'une des parties de la plante à l'autre. Au point de vue immunologique, il n'y a pas transfert de la réaction.

Dans le domaine physiologique, citons encore les travaux de Gäumann sur la transpiration des stomates, sur celle, cuticulaire, du chêne, sur l'influence du vent dans la transpiration des plantes, avec Jaag (1938-1939).

Enfin, il a réuni dans un Ouvrage fondamental de 700 pages, largement illustré, *Pflanzliche Infektionslehre, Lehrbuch der allgemeinen Pflanzenpathologie, für Biologen, Landwirte, Förster und Pflanzenzüchter* (Bâle, 1951), l'ensemble des multiples observations qu'il avait effectuées sur l'infestation chez les plantes.

Dans l'œuvre du Professeur Gäumann, la partie peut-être la plus originale s'applique à ses travaux sur les substances antibiotiques tirées des champignons phytopathogènes. Il a isolé notamment l'enniantine des *Fusarium*, qui s'est révélée active

Source : MNHN, Paris

vis-à-vis du bacille de Koch, du staphylocoque, des bacilles *coli* et *subtilis*. Les deux corps qu'il a obtenus à partir de la flétrissure des tomates, la patuline et la lycomarasmine, ont révélé, le premier une action sur le parenchyme ligneux, le liber, les tissus corticaux du végétal, le second sur les cellules du limbe. En établissant l'influence respective de ces deux composés sur la plante elle-même, Gäumann a prouvé que la maladie de la flétrissure des tomates était liée rigoureusement à la présence, dans les champignons qui attaquent cette plante, de substances chimiques assimilables à des antibiotiques. Il a montré que des concentrations moléculaires de l'ordre de 10^{-3} détruisent la semi-perméabilité des zones limites du cytoplasme, supprimant le pouvoir rétenteur de l'eau dans celui-ci. Il en résulte un flétrissement pathologique et une perte d'eau. Pour une concentration de l'ordre de 10^{-5}, la force rétentrice de l'eau est détruite mais non pas la semi-perméabilité. Si la concentration est plus faible, il n'y a plus flétrissement mais seulement perte d'eau. Ainsi, les substances antibiotiques des champignons pathogènes des plantes apportent, par leur présence, l'explication des méfaits constatés qui peuvent être d'origine toxique et dans ce cas localisés, ou d'origine physiologique, et alors intéressant toute la pousse. Gäumann et ses élèves ont précisé les différences quantitatives qui concernent le seuil de la maladie. Dans les méfaits d'ordre toxique, le mécanisme dépend strictement de la concentration en toxines de flétrissement; s'il s'agit de désordres physiologiques, il y a possibilité d'une réversibilité si la perte en eau est inférieure à 10 %. Par l'ensemble de ces travaux, Gäumann a donné une très élégante explication, dans une démonstration impeccable, de l'origine chimique des maladies de flétrissement des plantes. C'est un des plus beaux chapitres de son œuvre.

Président de la Commission d'étude de la flore cryptogamique suisse, Gäumann a témoigné dans cette tâche d'une très grande activité, traduite par la publication de 15 fascicules ou volumes. Sans doute ce résultat fut-il lié aussi à la conception que Gäumann se faisait d'une commission qu'il présidait : il ne la réunissait jamais, se contentant d'informer ses collègues, quand il le jugeait nécessaire, par une lettre circulaire où il leur apportait son opinion en suscitant éventuellement la leur. Bien entendu, la Commission se ralliait à l'avis de son Président et lui seul, dorénavant, s'occupait de la parution des Mémoires. La confiance de chacun était bien placée; l'achèvement récent de son

Source : MNHN, Paris

Ouvrage, *Die Rostpilze Mitteleuropas,* prouve avec quelle attention il a su constamment se préoccuper de la flore mycologique de son pays, ne se contentant pas d'en diriger les éditions, mais de contribuer directement à celles-ci.

Ernst Gäumann a été et reste pour ceux qui l'ont connu l'un de ces hommes d'élite vers qui le mouvement d'une sympathie spontanée ne trouve avec le temps que des raisons nouvelles de s'affirmer. Sa personnalité exceptionnelle suscitait une sorte d'élan prédéterminé, acquis dès le point de départ, et à tout jamais. Elle s'imposait à la fois par l'addition des vertus morales, des traits affirmés du caractère et de la valeur intellectuelle. En lui apparaissait tout d'abord cette sorte d'équilibre né d'une opposition caractérielle entre la rigidité apportée par son appartenance ethnique, un peu rude dans l'apparence, et cette gaieté de l'esprit qui l'animait et qui la colorait, faite de pointes incessantes qui surgissaient comme des éclairs, où à la finesse se mêlait souvent la drôlerie, et toujours l'éclat. Son concept de l'utilisation du temps, cette concision de l'expression, cette victoire de chaque minute contre les secondes qu'il eut pu perdre, cette manière de n'en gâcher aucune ni pour lui-même ni pour ceux qui l'entouraient, jusqu'à simplifier à l'extrême sa signature, dans un seul trait esquissé mais appuyé, et concentrer en trois lignes le sens d'une longue lettre qu'il eut jugée autrement inutile et qui suffisaient à tout dire, tout cela était le succès de chaque jour, si rarement acquis, d'un homme d'exception sur son environnement.

Son œuvre scientifique, à la fois profonde et variée, a mis en exergue cette qualité maîtresse du savant et de l'homme, intimement confondus : l'efficacité. Elle est d'une riche, d'une rare diversité; nous l'avons dit : monographies précises et compactes, dessinant des ensembles bien délimités, synthèses fondamentales qui sont comme des précis d'histoire écrits pour le bien de tous les botanistes, étudiants, spécialistes, mycologues amateurs, excursions joyeuses où son goût d'un enseignement très personnel entraînait ses élèves, lui livrant des glanes floristiques faites de combien de petites découvertes, comme ses contributions à la flore du Midi de la France, ses envols vers la phylogénie — cette fantaisie nécessaire où les esprits sérieux s'évadent en se résumant —, cette somme de travaux remarquables sur la physiologie de l'infection et de l'infestation et sur les antibiotiques,

Source : MNHN, Paris

enfin ses multiples publications de Pathologie, de Morphologie, de Microbiologie allant jusqu'à la Biochimie et l'Enzymologie, propagés par de nombreuses revues y compris les Compes rendus de l'Académie des Sciences, dont il était élu correspondant en 1948, puis associé étranger en 1955.

Cet ensemble de travaux, chargé de recherches classiques et d'études d'avant-garde, de synthèse et de détail, de données personnelles et de bibliographie sévère, c'est l'œuvre d'un savant de grande classe qui a su traduire la pluralité de ses dons selon l'incomparable réussite d'un édifice puissant, cohérent et utile. Mais il y eut tout le reste, ces floraisons de l'esprit, ces étincelles d'originalité, toujours vives, jamais brûlantes, cette spontanéité de l'intelligence, qui est la meilleure preuve de celle-ci, ce jugement sûr mis au service du courage clairement exprimé dans une opinion que rien n'influençait hormis la loyauté de la conviction, et cette générosité du cœur. Enfin, les marques les plus significatives de son tempérament, de son attachante personnalité, trouvaient tout leur sens dans l'attention constante qu'il portait, avec un rare savoir, aux créations de l'art, aux survivances de l'histoire, aux travaux des campagnes, au folklore, et pour tout dire, aux origines et à la vie des hommes selon cette trame qui lie le présent au passé.

A cet hommage, j'ajoute les preuves personnelles d'amitié que j'ai reçues de lui à tout instant, que mon pays surtout a pu tirer de l'affection forcenée qu'il lui vouait. Je songe ici aux mots si brefs, si émouvants qu'il m'écrivait au moment où la dernière guerre éclatait, en 1940. Des témoignages de cette nature réunissent toutes les preuves et ils se suffisent à eux-mêmes.

Source : MNHN, Paris

Le noyau chez les Urédinées

Par Mme Panca HEIM (Paris).

■

Introduction.

Un travail sur les diverses phases de l'évolution des Rouilles et du comportement des noyaux pendant les cycles successifs pourrait sembler superflu étant donné le grand nombre de publications consacrées à ce sujet.

En effet, aucun groupe de Champignons parasites n'a suscité autant de recherches : morphologiques et anatomiques, comportant la description des appareils de fructification dont la forme, souvent variée, est liée à l'organe de l'hôte attaqué, à sa position dans le tissu, en surface ou en profondeur, etc...; travaux physiologiques au cours desquels on a cherché à mettre en évidence l'influence des agents externes : humidité, chaleur, lumière, oxygène, etc... sur la germination des spores; en systématique, en déterminant des espèces nouvelles, car on en trouve toujours; de génétique, en produisant des infections artificielles, des fécondations croisées, en créant des formes, des types biologiques très distincts avec leurs caractères et leur adaptation spéciale à tel ou tel hôte. On a obtenu des races physiologiques très éloignées du point de vue biologique bien que ne montrant presque aucune différence d'ordre anatomique, ces variations résultant plutôt de mutations somatiques. On a cherché les relations qui existent entre les stades lorsque les aecidies manquent, par exemple. On a pu inverser la formation des fructifications par des variations dans les conditions de nutrition; en un mot, tous les domaines ont été explorés.

Dans le présent travail nous ne nous occuperons que des questions d'ordre cytologique. A ce point de vue, les publications ne manquent pas non plus. Beaucoup d'hypothèses ont été émises comportant beaucoup de contradictions et d'interprétations peu convaincantes sur divers problèmes. Des descriptions d'appareils de fructification ont été faites avec soin pour une espèce reconnue

Source : MNHN, Paris

comme en étant dépourvue. On a décrit des phénomènes nucléaires dans un organe qui justement était absent dans l'espèce en cause. Des aspects décrits minutieusement n'ont pas été vérifiés ou retrouvés par d'autres auteurs dans la même espèce.

Quant aux divisions nucléaires, aucun détail n'a été mentionné et les figures peu nettes et difficiles à interpréter n'ont pas éclairci les questions posées. Par contre, on a enrichi ou plutôt surchargé le vocabulaire déjà si compliqué par des expressions dont il faudrait comprendre la signification avant de les employer.

Nous ne nous proposons pas de faire un exposé détaillé et chronologique des travaux antérieurs, cet historique ayant été maintes fois écrit, non seulement dans diverses publications mais aussi, et surtout, dans tous les Traités sur les Urédinées. Cependant, nous citerons dans toute la mesure nécessaire les auteurs dont les recherches ont contribué à donner une solution aux importantes questions posées par l'édification des appareils fructifères.

On sait depuis très longtemps que, chez les Urédinées complètes, c'est-à-dire chez les Rouilles qui possèdent les quatre organes de fructification sur la même plante ou sur des hôtes différents, l'haplophase et la diplophase se partagent le cycle de développement du Champignon.

Dans l'haplophase, ou phase gamétophytique, ou phase sexuée, le mycélium est constitué d'articles uninucléés et produit des spermogonies ou pycnides à l'intérieur desquelles naissent les spermaties ou pycniospores, petits éléments uninucléés, arrondis ou ovales, et des aecidies qui fournissent, après leur état uninucléé, des aecidiospores binucléées.

En diplophase, ou phase sporophytique, ou phase asexuée, toutes les cellules du mycélium et les spores ont deux noyaux.

Le passage de la première phase à la seconde s'effectue par un processus qui unit deux noyaux dans une même cellule, dans un œuf incomplet, car ces noyaux s'accolent plus ou moins, sans fusionner.

L'évolution de cet œuf aboutit à la formation d'un mycélium à deux noyaux, ou dicaryon, sur lequel naîtront les urédospores d'abord, les téleutospores ensuite. C'est dans ces dernières que s'opère la fusion nucléaire. Le noyau issu de cette fusion, le noyau diploïde, en se divisant deux fois, fournit les quatre noyaux destinés chacun à une sporidie ou basidiospore.

Source : MNHN, Paris

Avec la sporidie, qui germe en un tube mycélien, le Champignon reprend sa structure uninucléée jusqu'à la formation de nouvelles aecidiospores.

La nécessité de deux hôtes différents dans le développement de la Rouille a été démontrée par DE BARY. Cet auteur, et d'autres par la suite, ont établi les rapports qui existent entre les stades et ont conclu que l'alternance de formes évolutives si dissemblables paraît non seulement obligatoire, mais aussi indispensable à la conservation de l'espèce.

On sait que les sporidies ne peuvent infecter que l'hôte sur lequel le mycélium ne donne que des aecidies et des spermogonies. Les aecidiospores ne peuvent infecter que l'hôte sur lequel le mycélium ne fournit que des urédo- et des téleutospores.

Cette alternance normale, de caractère rigoureux, a perdu peu à peu de sa valeur initiale. Les appareils fructifères peuvent se développer sur le même hôte. NEWTON et JOHNES n'ont rencontré sur *Berberis vulgaris,* au lieu des aecidies, que des urédo- et des téleutospores de *Puccinia graminis-triticina*. On a noté l'abondance de *Puccinia graminis* dans des régions où l'hôte aecidien exclusif, l'Epine-Vinette, est absent.

Beaucoup d'espèces présentent un cycle raccourci, car elles ne possèdent qu'une partie de ces organes. Il y en a qui ne produisent que des téleutospores et des spermogonies, ou seulement des téleuto- ou des urédospores. Parfois ces deux sortes de spores peuvent coexister dans le même sore au lieu d'être séparées. Le mycélium d'une certaine spore continue à donner des spores semblables produisant une répétition, un dédoublement des stades, comme chez *Puccinia Terrieriana* où les aecidies se succèdent à partir d'un mycélium préexistant. Or, lorsqu'on admet d'une façon exclusive que le retour du stade aecidien n'a lieu qu'après la formation des téleutospores, ces exceptions apparaissent comme des faits peu expliquables. On a noté même l'existence d'urédo-, de téleuto- et d'aecidiospores haploïdes, etc.

Si nous avons fait ce bref exposé qui paraît dévier du sujet qui nous intéresse, c'est pour souligner que, même dans les phénomènes nucléaires que nous allons exposer, beaucoup d'observations semblent indiquer que tout ne concorde pas avec ce qui a été décrit.

En effet, le schéma d'évolution admis par tous les auteurs et figurant dans tous les Traités classiques, n'a plus donné lieu à d'autres travaux cytologiques. Depuis, les chercheurs n'ont essayé

Source : MNHN, Paris

de connaître que l'origine de la cellule binucléée. A quel moment du cycle évolutif, à quel endroit et par quel moyen s'effectue le passage de la condition uninucléée, issue de la sporidie, à celle binucléée née à la base des aecidiospores? L'amorce de l'état binucléé a-t-elle lieu avant ou après la pénétration du Champignon dans le tissu envahi?

Aecidies et spermogonies

Aecidies.

Aujourd'hui, tous les auteurs sont d'accord pour placer l'origine de la cellule binucléée à la base de l'aecidie.

Le mode de formation de cette cellule, très difficilement interprété, se résume par l'union de deux cellules voisines uninucléées appartenant au même filament, ou à deux filaments contigus, par résorption de la membrane commune ou par un processus de migration nucléaire.

Dans le premier cas les deux noyaux des cellules de fusion se rapprochent, dans le second cas, le noyau d'une cellule passe, en s'étirant à travers un petit orifice de la membrane, dans la cellule voisine. La cellule ainsi formée ne tardera pas à donner une file d'aecidiospores binucléées.

Depuis très longtemps V. H. Blackmann avait annoncé que la fécondation primitive externe (external) au moyen de spermaties était remplacée par une fécondation interne (internal) plus simple. Il reconnaît que, chez les Urédinées, le processus sexuel réduit qui s'est substitué, dans la phylogénie, à celui normal, n'est pas encore établi d'une manière précise.

Cet auteur a décrit, dans le primordium aecidial du *Phragmidium violaceum,* la présence, à la surface d'un stroma mycélien, de filaments dressés formés d'une cellule supérieure stérile et d'une autre inférieure toujours uninucléée, cell-fertile, female-cell ou oosphère. Une copulation a lieu entre cette dernière et la cellule sous-jacente, ou plutôt entre deux oosphères placées côte à côte. Il se forme un zygote binucléé qui semble posé sur un socle ou sur deux pieds (two legged cells) selon l'expression d'Andrus. Cet œuf s'allonge et donne une file d'aecidiospores à deux noyaux.

Pour Blackmann, cette disposition ne représenterait que le vestige d'une fécondation disparue, semblable à la reproduction sexuelle décrite chez les Floridées. La cellule stérile, ou tricho-

Source : MNHN, Paris

gyne, qui partait de la cellule-œuf jusqu'à la surface de la feuille, servait d'hyphe réceptive pour retenir les spermaties.

La copulation isogamique entre oosphères a été signalée également chez *Triphragmium ulmariae* par E. W. Olive. Cet auteur a observé que la fusion peut s'effectuer même entre trois cellules qui se trouvent en contact. Fromme a signalé quatre cellules parallèles rapprochées pour donner une cellule basale à quatre branches. D'autres ont décrit des cellules basales à deux pieds, dans le primordium aecidial très éloigné de la fécondation, mais ils ne croient pas que ces aspects correspondent à des cellules de fusion.

Wang et Martens, qui ont étudié un certain nombre d'Urédinées à long cycle et un *Puccinia malvacearum*, à cycle court, pensent que l'origine de la dicaryophase est plus lointaine. Ces auteurs n'ont vu aucune fusion cellulaire, ni entre les cellules disposées latéralement ni entre celles contiguës. Pour eux, la condition binucléée doit se produire au niveau très profond de l'aecidie où des cellules plurinucléées subissent une évolution qui aboutit à la formation de chaînes de cellules binucléées. Les autres cellules restent uninucléées et dégénèrent par la suite.

Ces articles plurinucléés proviennent probablement de la fusion de plusieurs cellules et se forment sur des filaments qui viennent de couches profondes, s'élargissant et se ramifiant. Dans une aecidie plus âgée, ce sont ces cellules plurinucléées qui donnent des prolongements plus ou moins cylindriques à deux noyaux. Une paroi sépare cet article allongé de la cellule qui lui a donné naissance. Cependant ces auteurs n'ont pu obtenir de précisions sur ce point, car, affirment-ils, il n'est possible de suivre les sinuosités du filament que sur un parcours très limité.

Ils ne peuvent non plus certifier si les hyphes profondes viennent des pycnides ou si l'état binucléé est dû à l'intervention des pycniospores.

Ils envisagent plutôt que le primordium aecidial dérive d'hyphes binucléées qui prennent leur origine en dehors du primordium, au moyen de fusions d'hyphes uninucléées. Ils admettent même que les pycniospores de *Puccinia poarum* peuvent se conjuguer sur la surface de la feuille et donner naissance à des filaments capables d'infection.

L. S. Olive n'a pas trouvé chez *Thekopsora hydrangea* l'état binucléé en dehors du primordum aecidial. Pour cet auteur, les premières cellules binucléées apparaissent, en général, après les

Source : MNHN, Paris

fusions cellulaires latérales qui ont lieu dans la jeune aecidie.

Quant aux migrations nucléaires, beaucoup de chercheurs ne leur attribuent aucun rôle dans la duplication cellulaire. CHRISTMANN et KURSSANOV les considèrent comme des phénomènes anormaux et pathologiques.

Par ailleurs, des migrations nucléaires, décrites par les uns, n'ont pas été trouvées par d'autres, dans la même espèce et avec les mêmes méthodes de travail.

Spermogonies.

Il y a une trentaine d'années, Miss Ruth ALLEN a publié une série de travaux cytologiques très intéressants et surtout très détaillés sur la duplication des noyaux chez un grand nombre d'Urédinées.

D'après cet auteur, l'idée que les spermaties seraient des cellules non fonctionnelles doit être abandonnée et il conviendrait d'admettre, au contraire, leur rôle important, presque capital, dans la réalisation de l'étape binucléée.

On sait qu'une spermogonie, ou pycnide, est une petite cavité globuleuse se terminant par une sorte de col par lequel un bouquet de filaments émerge au-dessus de l'épiderme.

Cette cavité contient des filaments fertiles, les stérigmates, spermatiophores ou filaments générateurs de spermaties. Ces filaments sont entourés par d'autres, les paraphyses, considérées comme des formations stériles.

Chaque stérigmate se termine par une cellule-mère qui donne, par des divisions successives du noyau, de petites spores uninucléées, les spermaties ou pycniospores disposées en chapelet. Ces spores ont été décrites comme possédant un noyau volumineux par rapport à leur petite taille, et une membrane mince et hyaline. Les spermaties se détachent du filament et restent à la surface de la feuille, englobées dans un liquide sirupeux, le nectar, grâce auquel les pycniospores sont retenues et fixées. On prétend même que ce liquide, recherché par les insectes, constitue un agent de dissémination. A ce propos, une interprétation assez curieuse a été donnée pour le *Triphragmium ulmariae*. Pour que les insectes puissent atteindre les pustules avec spermaties, le parasite provoque une hypertrophie de la nervure qui se courbe de façon que cet appareil soit à la portée de ces insectes.

En réalité, on ne connaît pas le rôle de ces éléments. Les spermaties ne germent pas, ou très difficilement, en donnant une

Source : MNHN, Paris

ébauche de tube grêle, vite arrêtée dans son développement et se flétrissant aussitôt. Cette germination ne s'effectue, selon ALLEN, qu'en présence d'une goutte de substance exsudée (mixed exudate) appartenant à une autre spermogonie considérée comme de sexe opposé. Et l'auteur conclut, que si les spermaties germent si difficilement, c'est à cause des faibles réserves qu'elles possèdent.

Plusieurs sortes d'hyphes ont été distinguées dans la touffe de filaments qui sortent par l'ouverture ou l'ostiole de la pycnide. CRAIGIE et BULLER ont trouvé des filaments flexueux (flexuous hyphae) ou filaments chercheurs, formés chacun d'une seule cellule uninucléée. Ce filament jouerait le rôle d'un trichogyne capable de capter les spermaties. Ces hyphes correspondraient à celles décrites par ALLEN, les hyphes réceptives (receptive hyphae) notamment chez *Puccinia coronata*. Celles-ci sont capables de percer l'épiderme afin de recevoir les pycniospores. Leur vie est très courte et dès l'instant qu'une d'elles meurt, en se déshydratant, une autre prend sa place. Miss ASHWORTH ne semble pas assurée du rôle donné à ces hyphes réceptives, car ces formations existent en même temps aussi bien dans les aecidies et les spermogonies, qu'au voisinage des autres spores.

Une fois captée, la spermatie déverse son noyau dans une paraphyse qui devient ainsi binucléée. ALLEN a noté des filaments d'origine pycniosporale pénétrant le tissu et atteignant presque la base d'une aecidie. Cet auteur a signalé la migration du noyau des spermaties dans les paraphyses deux jours après le dépôt de celles-ci à la surface de la feuille. Chez *Puccinia Sorghi*, le même auteur a figuré des spores soudées à la paraphyse par une substance qui se colore fortement au point d'attache. Parfois, il se forme un passage, comme un petit rameau, entre l'hyphe et la pycniospore. KLEBAHN n'attribue aucune fonction sexuelle aux spermaties accolées aux hyphes.

La rapide multiplication des noyaux, constatée à peine 24 heures après l'entrée du noyau spermatial dans l'hyphe haploïde, serait due, selon ALLEN, à des divisions successives de ce noyau. Les noyaux ainsi formés se déplacent le long de l'hyphe jusqu'aux organes femelles, les oosphères de l'aecidie, pour les féconder. Selon l'auteur, une spermatisation des filaments récepteurs entraîne la fécondation et tous les noyaux fécondants dérivent de celui d'une spermatie. ALLEN admet aussi que lorsque les paraphyses sont jeunes et vigoureuses, la spermatie fusionne directe-

Source : MNHN, Paris

ment avec elles, en leur donnant son noyau, mais si les paraphyses sont vieilles, la spore germe en utilisant comme moyen de nutrition le liquide sucré, et retourne à travers l'ostiole dans la spermogonie. L'auteur ignore ce qui se passe par la suite.

Miss ALLEN, encore, décrit le passage probable de la pycniospore dans le tissu hôte, par le stomate ou à travers la paroi épidermique. Pour ce passage, la spore sécréterait des enzymes qui entraînent la dissolution de la membrane des cellules, car autrement, dit l'auteur, il serait difficile d'admettre qu'une cellule, si petite et si fragile, puisse pénétrer la cuticule sans se dessécher ou se perdre, à moins que cette pénétration ne se réalise rapidement et que le tube germinatif réussisse à établir un contact avec une hyphe haploïde.

Comme la possibilité de cette rencontre délicate demeure très problématique, ALLEN préfère admettre une fusion entre une hyphe haploïde d'origine sporidiale et une hyphe d'origine spermogoniale. L'auteur ne peut donner aucun détail à ce propos, l'insuffisance des résultats ne le lui permettant pas.

Lorsque plusieurs infections ont lieu et que des mycéliums de signes contraires se rencontrent dans la feuille, ils peuvent coopérer, selon ALLEN, à l'édification de l'aecidie, en s'anastomosant. Chacun peut, par la suite, emprunter directement des noyaux fécondants à l'autre. Il y aurait ainsi un interéchange des noyaux sans que les spermaties et les filaments récepteurs entrent en jeu. Or, comme ni la germination des spermaties, ni le passage du filament dans le tissu, n'ont été vus, comme d'autre part on ne peut suivre la trace de l'hyphe sur son parcours, ni apporter de preuves expérimentales, car aucune infection n'a été obtenue, au moyen de pycniospores, cette possibilité de duplication reste encore sans preuve.

L'entrée du noyau spermatial dans l'hyphe n'a jamais été vue, mais le fait que ces dernières possèdent par la suite de nombreux noyaux, leur pénétration ne fait pas de doute, précise ALLEN. C'est au moment de leur passage dans l'hyphe jusqu'à la jeune aecidie que doit s'ébaucher l'origine du sporophyte. Cela n'empêche pas l'auteur de prévoir d'autres modes d'apparition pour les articles à deux noyaux, façons différentes selon les espèces.

Il peut y avoir des combinaisons, des fusions occasionnelles (occasional fusion) comme aussi un mélange, une conjugaison par paires des pycniospores. WANG et MARTENS ont signalé cette fusion apparente par deux à la surface de la feuille, au voisinage de la pycnide.

Source : MNHN, Paris

Pour d'autres auteurs, la naissance de la cellule binucléée primitive se place au moment de la division du noyau de la basidiospore, de la sporidie.

René MAIRE l'a située dans les cellules basales de l'aecidie. Les noyaux se divisent pour donner les premières cellules binucléées qui produiront les cellules-mères des aecidiospores. D'autres ont admis que cet état pourrait résulter des mitoses du noyau dans les cellules du primordium. Et pour finir, certains chercheurs ont conclu en déclarant que la réalisation binucléée des hyphes aecidiennes s'effectue de façon tellement rapide qu'il devient presque impossible de suivre, dans la masse de cellules intriquées de la base de l'aecidie, la cellule qui acquiert deux noyaux et surtout le moment de cette acquisition.

Il est donc incontestable qu'une grande confusion se dégage de toutes ces interprétations, de ces hypothèses, de ces tâtonnements qui ont pour seul but d'éclaircir comment, et par quel moyen, une cellule uninucléée se transforme en une cellule binucléée, solution compliquée parfois par des faits contradictoires, signalés par-ci, par-là. Ainsi, n'a-t-on pas décrit des paraphyses à deux ou plusieurs noyaux, avant la formation des spermaties? Des cellules binucléées à une grande profondeur à la base et au voisinage immédiat des aecidies et des pycnides à l'état jeune? Des noyaux par paires dans les filaments circulant dans le tissu de l'hôte, avant la formation des appareils considérés comme haploïdes?

On a expliqué ces faits rencontrés très rarement et exceptionnellement, selon ALLEN, par un retard de la formation de la membrane, après l'entrée des noyaux de pycniospores dans les paraphyses. Ou, à la base de l'aecidie, par des migrations nucléaires qui ont lieu dans des cellules qui n'étaient pas encore différenciées en couches fertiles. A part ces manifestations qui font exception à la règle, beaucoup d'auteurs sont d'accord pour admettre que l'aecidie ne se développe pas avant que les spermaties n'aient joué leur rôle, c'est-à-dire pas avant que les hyphes flexueuses n'aient reçu les spermaties d'une autre spermogonie, et que ces éléments n'aient fécondé les cellules femelles des aecidies.

URÉDOSPORES ET TÉLEUTOSPORES.

Urédospores.

L'étude de la formation et de l'évolution des urédospores n'a donné lieu à aucun travail cytologique spécial. Leur vie est sans histoire.

Source : MNHN, Paris

On sait que ces spores germent sur la plante hôte en donnant un ou deux filaments et que les générations se succèdent là où elles ont pris naissance et tant que le support peut leur fournir la nourriture suffisante.

Miss ALLEN a fait une description détaillée de la germination des urédospores du *Puccinia glumarum-tritici* transportées sur les feuilles du *Bromus marginatus* et du *Triticum vulgare*.

La spore germe en un tube qui sort à travers un pore. Deux noyaux, puis quatre, disposés par paires, figurent dans ce tube qui pénètre dans le tissu par un stomate. Dans la chambre sous-stomatique, ce tube germinatif se renfle en une sorte de vésicule ou *appressorium* qui devient aussitôt plurinucléée. De cette vésicule partent de nombreux prolongements, ou hyphes primaires d'infection. L'auteur a compté deux douzaines et même davantage de ces hyphes.

Ces dernières s'élargissent peu à peu, le nombre des noyaux augmente et ce n'est que 17 jours après l'inoculation que l'auteur a observé l'apparition de cloisons qui séparent des articles binucléés dans le mycélium qui circule déjà entre les cellules du mésophylle.

ALLEN a signalé l'existence, dans les urédos, en dehors de deux noyaux, de quatre petits corps — irregular bodies — mais sans fournir aucune interprétation à leur sujet.

A la suite d'autres inoculations avec des spores de *Melampsora Linii* sur un hôte adapté, le même auteur a observé que la génération urédo peut se répéter pendant deux ans alors que celle des téleutospores ne se répète pas.

Le nombre de noyaux dans une de ces spores peut varier. FUH-FAUNG SOONG a signalé, chez *Ochrospora Sorbi*, des urédos possédant jusqu'à sept noyaux. Le nombre de quatre a été, par contre, souvent cité chez plusieurs URÉDINÉES.

Téleutospores.

Longtemps la téleutospore a été considérée comme une spore ordinaire. C'est VAN TIEGHEM qui lui a attribué le rôle de probaside.

C'est dans cet organe que s'opère la fusion de deux noyaux, fusion suivie, après un temps de repos plus ou moins long, d'une division réductionnelle.

La téleutospore peut devenir un kyste, une spore de conservation, se détacher de son support et attendre plusieurs mois avant de germer. Parfois celles-ci germent sur place, immédiatement

Source : MNHN, Paris

après leur formation. En ce cas, le parasite passe la mauvaise saison sous forme mycélienne dans le tissu de l'hôte.

SCHAFFNIT admet que la germination est en rapport avec la maturité interne de ces spores. Ainsi, des téleutospores libérées et privées de leur pédicelle, qui les attachait à la plante nourricière avant que cette maturité soit accomplie, ne peuvent pas germer.

Des germinations ont été obtenues dans une atmosphère humide ou dans l'eau pure ou sucrée. En général, chez les Rouilles, la spore émet un tube, ou promycélium, dans lequel passent les quatre noyaux issus de deux divisions successives du noyau de fécondation. Des parois séparent quatre cellules dont chacune pousse un stérigmate qui se renfle à l'extrémité en une petite vésicule. Le noyau s'étire au passage à travers le diverticule et pénètre dans le renflement qui devient une basidiospore ou sporidie.

Ce mode de comportement du tube germinatif n'est pas cependant absolu. Des anomalies (puisqu'elles s'écartent du type classique), ou mieux des particularités, ont été signalées par divers auteurs. Il se peut que ce mode artificiel, forcé, de germination ait provoqué l'apparition irrégulière de parois, peut-être sans aucun rapport avec les divisions nucléaires.

OLIVE a décrit, chez *Sphenospora Keworkianii*, un promycélium constitué d'une cellule uninucléée et une autre, trinucléée. Cette dernière subit une bipartition en deux cellules dont une, binucléée, située au centre. Les deux noyaux passent par la suite dans la spore, de sorte que cette espèce donne des spores uni- et binucléées. L'existence de quatre sporidies uninucléées est très rare dans ce parasite des feuilles d'*Epidendrum* et que ARTHUR, en 1925, plaçait parmi les *Skierka* et DIETEL, en 1928, dans la tribu des Ravenelieae.

DODGE a signalé que, chez certaines espèces, *Kunkelia nitens* et *Endophyllum euphorbiae-sylvatica*, il n'y a pas de fusion nucléaire, aucune téleutospore ne se forme et la baside est produite par une sorte d'aecidiospore. Les deux noyaux de la spore émigrent dans cette baside.

Chez une autre espèce, *Endophyllum valerianae-tuberosa*, la téleuto est binucléée d'abord, ensuite l'un des noyaux dégénère alors que l'autre passe dans le promycélium.

Chez *Cystospora oleae*, THIRUMALACHAR n'a trouvé que rarement le promycélium tétracellulaire, mais, en général, deux cellules binucléées et, chez l'*Uromyces aloës*, une cellule stérile et

Source : MNHN, Paris

l'autre trinucléée qui donne l'hyphe d'infection; aucune basidiospore ne se forme, l'hyphe fertile étant équivalente de la sporidie car elle assume la fonction de cette dernière.

Chez *Melampsorella Cerasti*, PADY n'a pas vu la fusion nucléaire, il la suppose seulement, vu la grande taille du noyau qui occupe presque toute la cavité de la cellule. En germant, la téleutospore sous-épidermique donne un petit tube, une papille qui perce la cuticule pour émerger à la surface. Le gros noyau accompagne ce frêle promycélium qui traverse parfois les deux membranes de la cellule épidermique.

Enfin, chez *Coleosporium Sonchi-arvensis*, SAPPIN-TROUFFY a observé que le noyau de fécondation se divise dans la téleutospore qui se partage en quatre au lieu que cette division se réalise dans un promycélium externe.

Quant à la germination des sporidies, on est très peu renseigné à ce sujet. On ne connaît pas le mode de dissémination et l'on pense que celle-ci ne doit pas s'effectuer à distance. Les sporidies ont une faible vitalité et, pour ne pas disparaître, elles doivent germer et pénétrer aussitôt dans la plante hospitalière.

ALLEN a observé la germination de ces formations chez plusieurs espèces, notamment chez *Melampsora Linii*. La spore germe en une hyphe grêle, l'hyphe primaire, qui pénètre dans l'hôte entre les cellules épidermiques. Le contenu de la sporidie s'écoule dans l'hyphe qui se développe, se ramifie, se cloisonne en articles uninucléés et s'étend entre les deux faces de la feuille. Ce n'est qu'au bout de dix jours que l'auteur a constaté l'apparition des articles binucléés. La configuration des hyphes rend difficile l'explication de ce changement dans le nombre de noyaux par article, mais l'auteur pense qu'il s'agit d'une anastomose entre deux hyphes. Chez *Puccinia coronata*, la basidiospore envoie un prolongement, comme un petit bec, qui perce la cuticule pour pénétrer dans le tissu. Un fait assez curieux a été noté par Miss ASHWORTH chez *Puccinia malvacearum* où les sporidies, primitivement uninucléées, deviennent binucléées par la suite. A leur germination, ces éléments donnent un mycélium constitué d'articles à un noyau alors que, chez les espèces à basidiospores binucléées, le mycélium est constitué de cellules à deux noyaux. L'auteur n'ajoute aucun commentaire à propos de ce cas singulier.

Source : MNHN, Paris

Divisions nucléaires.

De nombreuses espèces ont été étudiées au point de vue nucléaire. En ce qui concerne le mycélium et la structure du noyau, les difficultés rencontrées dans l'interprétation des divisions végétatives n'ont pas encouragé les auteurs à persévérer, et ceci en raison de la petitesse des noyaux. Par contre, la division du noyau de la téleutospore a fait l'objet d'observations assez détaillées parfois, puisque Pady a même vu des chromomères dans les filaments chromatiques du spirème chez *Hyalopsora aspidiotus* du groupe des Mélampsoracées, et Payak, des satellites, au diplotène, chez *Scopella gentilis*.

Cet auteur a décrit une paire de chromosomes nucléolaires, faciles à distinguer des autres, ceux-ci étant beaucoup plus courts, et une paire de satellites pédicellés, ressemblant à des nodules reliés à un chromosome double assez long.

C'est Allen qui a signalé, pour la première fois, que le nucléole — nucleolus chromosome — s'organise en un certain point défini du chromosome. Ensuite, L. S. Olive, dans une étude sur *Coleosporium vernoniae*, a noté que, dans les premiers stades de la méiose, la formation du nucléole par le chromosome est très visible. Pady ajoute également chez *Hyalopsora* un gros nucléole intimement lié à la chromatine. Malheureusement les détails comme les descriptions de toutes les manifestations nucléaires sont peu illustrés et lorsqu'ils le sont, paraissent incompréhensibles.

La structure des noyaux chez les Rouilles a été décrite par Saville. D'après cet auteur, il y a deux types de noyaux qui apparaissent au cours des différentes phases de la vie du Champignon. Des noyaux condensés, non étalés — unexpanded — qu'on rencontre à tous les stades où la migration nucléaire est nécessaire, c'est-à-dire, dans les pycniospores, les hyphes réceptives, etc. Cet état de compacité — compactness — s'expliquerait par le fait que les divisions étant très fréquentes, en vue de la formation de nouvelles spores, les noyaux n'ont pas le temps de s'élargir. Ils se maintiennent sous forme d'une petite sphère nucléolaire, l'endosphère, qui correspond au nucléole. Saville affirme d'ailleurs que cette formation n'est pas l'homologue du nucléole des plantes supérieures et pense que le vrai nucléole est rarement vu à l'intérieur de cette sphère de chromatine.

Source : MNHN, Paris

Le second type de noyau est celui étalé, large — expanded — qu'on trouve dans les spores et les cellules-mères de celles-ci. Pendant la transformation du noyau non étalé en un noyau élargi, car il y a une transition, il se forme, selon l'auteur, un nouveau noyau, à côté du noyau initial, une sphère nucléaire, l'ectosphère. La chromatine du noyau primitif passe à travers la membrane nucléaire dans l'ectosphère, laissant la sphère nucléolaire complètement dépourvue de chromatine. Lors du passage inverse, il se produit une décharge de chromatine qui se condense en un petit noyau de la taille de l'endosphère primitive.

Cette curieuse interprétation n'a pas été acceptée par la plupart des auteurs, et les travaux, en 1953, de SANVAL et de L. S. OLIVE, ont réfuté l'existence de ces deux types et démontré que tous les noyaux présentent la même structure, qu'il s'agisse de celui d'une hyphe, d'une baside ou d'une sporidie, à savoir, une membrane, un nucléole et la chromatine nucléaire répartie en un réseau plus ou moins dense.

Selon les espèces et aussi les auteurs (car des descriptions données par l'un n'ont pas été confirmées par un autre, chez la même espèce) la division du noyau de fécondation s'effectuerait, en général, dans le promycélium, plus rarement à l'intérieur de la téleutospore.

C'est la prophase et la numération chromosomique qui ont fait surtout l'objet d'observations. Pour certains, la prophase est de longue durée et peut être arrêtée avant l'édification des chromosomes métaphasiques. Ainsi, chez *Hyalopsora*, PADY a observé, après les stades ultimes de la prophase, un arrêt permettant au noyau un état de repos pour passer l'hiver. Chez *Sphenospora*, L. S. OLIVE a décrit, dans le noyau — presumbly — de fusion, la chromatine sous forme de bandes disposées par paires, ainsi que deux nucléoles — like bodies —. A l'anaphase et à la télophase, les chromosomes indistincts forment deux masses denses reliées par des fibres coalescentes.

SAPPIN-TROUFFY a décrit il y a longtemps les phases de la division du noyau de fusion. Ce dernier s'allonge suivant le grand axe de la cellule, se resserre au milieu, les deux moitiés s'étirent et finalement ne sont plus unies que par des trabécules qui finissent par se rompre. Les noyaux-fils subissent une deuxième division, parfois avant la rupture des filaments, de sorte qu'il est facile de voir les quatre masses réunies encore par des trabécules.

Source : MNHN, Paris

Cet allongement du noyau au moment de sa division a été aussi signalé par OLIVE et SANVAL. Pour ces auteurs, pendant cette phase — phase of elongation — les chromosomes en formation s'étirent et s'amincissent.

Pour Mme F. MOREAU, le réseau se transforme directement en deux chromosomes qui se divisent longitudinalement et se placent au centre du fuseau. D'après cet auteur, les noyaux-fils ne passent pas à l'état de repos, la substance chromatique reste compacte et n'augmente pas de volume. Ces noyaux sont moitié plus petits que le noyau générateur et possèdent moins de substance chromatique.

HOLDEN et HARPER ont signalé que, chez *Coleosporium Sonchi-arvensis*, les chromosomes proviennent de la segmentation transversale du spirème, après un stade de repos qu'a subi ce noyau dès les premiers stades de la prophase effectués.

L'organisation du fuseau n'est pas claire affirment les auteurs. Tantôt vertical, tantôt horizontal chez la même espèce, comme SOONG l'a décrit chez *Ochrospora Sorbi* et affirme que cette formation est difficile à interpréter et reste un point obscur dans l'histoire du noyau des Urédinées.

Pour L. S. OLIVE, ce fuseau — central spindel — s'édifie entre deux centrosomes issus de la division d'un centrosome primitif, situé au voisinage de la membrane nucléaire.

La plupart des auteurs ne peuvent confirmer l'existence d'une façon certaine ni des radiations polaires ou asters, ni de centrosomes, signalés par d'autres, et ils pensent que la présence de ces granules, situés aux pôles du fuseau, est accidentelle et qu'il s'agit d'un aspect dense des fibres.

OLIVE et SANVAL, défenseurs de ces éléments, sont allés bien plus loin dans leurs interprétations. Ils ont décrit, chez *Coleosporium vernoniae*, le recourbement des rayons de l'aster lors du cloisonnement du promycélium. Ce phénomène leur semblait si comparable à celui décrit dans certains asques au moment de la formation des membranes chez les ascospores, qu'ils ont conclu, au point de vue phylogénique, que le phénomène vient à l'appui de la théorie selon laquelle les Urédinées dérivent des Ascomycètes.

Les numérations chromosomiques sont très abondantes à propos des Rouilles, bien que beaucoup de chercheurs aient affirmé qu'il était très difficile de reconnaître et de compter les chromosomes parfois très petits et peu discernables.

Source : MNHN, Paris

Ce nombre semble varier de 1 à plusieurs. Il est de 1 d'après POIRAULT et RACIBORSKY, celui de 2 chromosomes a été longtemps généralisé à toutes les espèces (SAPPIN-TROUFFY, MAIRE, MOREAU, WAKAYAMA, etc.). C'est COLLEN, ALLEN, LINDFORS, et autres, qui ont reconnu un nombre supérieur à deux.

Pour SAVILLE, la plupart des Urédinées possèdent 4 chromosomes. Le nombre de 6 et de 8 a été souvent cité. ASHWORTH l'évalue de 8 à 10 chez *Coleosporium tussilaginis* et il serait de 10 chez *Ochrospora Sorbi* selon SOONG.

Nous donnerons d'autres détails sur le comportement nucléaire, au cours de notre exposé, pour les espèces qui ont fait l'objet d'examens antérieurs aux nôtres.

Observations personnelles.

Nos recherches ont porté sur un grand nombre d'espèces appartenant à presque toutes les familles d'Urédinées.

L'examen a été fait sur du matériel récolté sur place. La germination des spores n'a pas été provoquée mais suivie sur l'hôte, à la surface de l'organe atteint ou dans le tissu interne. Tous les appareils de fructification ont été minutieusement examinés.

En dehors de la méthode de Feulgen, après fixation au Helly, méthode excellente pour l'étude du noyau chez les Champignons, nous avons mis en œuvre, par souci de comparaison, divers procédés dont se sont servis nos prédécesseurs, à savoir : le fixateur de Flemming, le picroformol de Bouin, l'alcool acétique-formol et les colorations à l'hématoxyline ferrique, au violet de gentiane, au rouge congo, etc. Cet essai nous a montré combien il est facile de se tromper à propos de certains aspects et quant à leur interprétation dans les préparations où le colorant est polyvalent et se fixe également sur plusieurs constituants de la cellule.

Avant d'exposer nos résultats nous tenons à remercier M. le Professeur G. VIENNOT-BOURGIN qui, non seulement nous a procuré la presque totalité des échantillons étudiés, mais aussi, et surtout, nous a indiqué les espèces chez lesquelles on avait toutes les chances de trouver les stades qui nous intéressaient, notamment la germination. Ajoutons à cela tous les renseignements utiles qu'il nous a donnés au cours de ce travail.

Source : MNHN, Paris

AECIDIES ET SPERMOGONIES.

Nous avons examiné les aecidies et les spermogonies chez les espèces suivantes : *Puccinia phragmitis* (Schum.) Koern. (*Aecidium rubellum*) Gmel. sur *Rumex hydrolapatum; P. vincae* (DC.) Berk sur *Vinca major; P. tragopogi* (Pers.) Cda. sur *Tragopogon pratensis; P. graminis* Pers. (forme aecidienne) sur *Berberis vulgaris; P. smyrnii* (Biv.) Berhn. sur *Smyrnium olusatrum; P. Terrieriana* E. Major sur *Senecio vulgaris; Uromyces Pisi* (Pers.) de By (*Aecidium Euphorbiae*) Gmel. sur *Euphorbia cyparissias; U. caryophyllinus* (Schr.) Wint. aecidies sur *Euphorbia Gerardiana; U. cristulatus* sur le même hôte que le précédent; *U. betae* (Pers.) Lév. (*Aecidium betae*) Kühn. sur *Beta vulgaris; U. limoni* (DC.) Lév. sur *Statice serotina; Zaghouania phillyreae* Pat. sur *Phillyrea media, Endophyllum sempervivi* (Alb. et Schw.) de By sur *Sempervivum tectorum* et *Melampsora Rostrupi* Wagner (*Coeoma*) sur *Mercurialis annua.*

Aecidies.

Nous avons pu suivre l'évolution des organes de fructification dès le premier stade, dès le moment où l'ébauche de l'appareil n'est représentée que par quelques cellules localisées sous l'épiderme ou dans la profondeur du tissu.

Toutes ces cellules possèdent deux noyaux situés l'un à côté de l'autre, l'un sur l'autre, donnant l'aspect d'un seul noyau parfois, à contour plus ou moins régulier. Cet aspect se maintient, même dans les stades plus avancés où commence la différenciation des filaments fertiles qui se dressent, s'allongent, se ramifient et se cloisonnent. A leur base, les cellules mycéliennes, souvent déformées par la pression des filaments voisins, sont toujours à deux noyaux.

C'est dans ce tissu profond de la base de l'aecidie où tous les filaments semblent s'entremêler, où l'on ne peut plus affirmer à quel filament appartiennent les articles qu'on essaie de suivre sur leur parcours, que certains auteurs ont décrit des stades uninucléés, des fusions cellulaires, des migrations nucléaires, phénomènes par lesquels se réaliserait le passage de l'état primitif uninucléé à celui binucléé. Nous n'avons jamais rencontré ces images. Peut-être les cellules mycéliennes montrant souvent des coudures, des plis et des replis, des contours sinueux d'une part,

Source : MNHN, Paris

et, de l'autre, les noyaux tantôt filiformes, piriformes ou en larmes, ont-ils pu prêter à des confusions.

Les filaments fertiles, les cellules-mères, les aecidiospores comme les cellules basales, ne sont, à aucun moment, uninucléés. Cette fructification naît et finit son cycle à l'état binucléé.

La structure nucléaire se résume chez toutes ces espèces par la présence d'un réseau chromatique, d'un gros nucléole et d'une membrane nucléaire nette. Le réseau est constitué par de courtes bandes ou chromocentres, plus ou moins apparentes, reliées par des filaments minces faiblement colorés.

On trouve un réseau serré chez *Puccinia phragmitis* où il marque une polarisation, assez large chez *P. tragopogi* et *Melampsora*, large et porteur de granules chromatiques chez *Uromyces betae* et *Zaghouania*, et des bandes bien marquées chez *Uromyces limoni*, fin chez *Puccinia graminis* et l'*Uromyces euphorbiae*, fin et faiblement polarisé chez *Endophyllum*, etc.

La taille des noyaux varie entre 2 et 3,5 μ dans les cellules-mères et les aecidiospores. La différence de taille est beaucoup plus nette dans la même espèce entre les noyaux de la spore et ceux des cellules intercalaires de la base de l'aecidie et ceux du pseudo-péridium ou du mycélium. La structure est la même, mais dans les petits noyaux elle est moins discernable.

Les noyaux des cellules-mères des aecidiospores destinés aux cellules intercalaires sont très réduits et ne montrent finalement aucune structure. Des noyaux pycnotiques ont été vus également dans les cellules mycéliennes de la base de l'aecidie. Chez *Melampsora*, *Puccinia Terrieriana*, *Zaghouania*, *Uromyces betae*, etc., à côté d'un noyau qui conserve sa structure normale, le second plus petit occupe divers emplacements dans la cellule mais, le plus souvent, il est intimement lié, ou plutôt superposé, au noyau normal (Fig. 8, Pl. II et 4-10 Pl. III).

Est-ce des images semblables qui ont fait croire à certains auteurs qu'il s'agissait du noyau spermatial accolé au noyau haploïde de l'hyphe, en vue de la diploïdisation? Ces petits noyaux réduits à des globules très chromatiques, ne correspondraient-ils pas aux corps — irregular bodies — décrits dans la masse de l'urédospore?

Les divisions nucléaires sont très rares par rapport au grand nombre de préparations et à la variété des espèces étudiées. C'est dans les cellules-mères des aecidiospores que nous avons rencontré quelques divisions qui nous ont permis de compter,

Source : MNHN, Paris

assez facilement d'ailleurs, le nombre de chromosomes. Nous avons trouvé 6 chromosomes chez *Puccinia vincae*, *P. Terrieriana*, *P. adoxae*, *P. umbilici*, *Uromyces caryophyllinus*, *U. limoni*, *Endophyllum* et *Melampsora*; 8 chromosomes chez *P. Smyrnii*, *Zaghouania*.

Quant à la germination des aecidiospores, elle semble parfois très difficile mais peut survenir à la surface de l'organe atteint ou même dans le conceptacle aecidien. On a décrit qu'au moment de la germination, le contenu de la spore fait saillie sous forme d'une vésicule, puis d'un filament qui s'allonge et pénètre dans le tissu.

Allen a vu la germination des aecidiospores chez *Puccinia graminis* en un ou plusieurs filaments.

Soong a observé qu'en germant les aecidiospores d'*Ochrospora*, sur les feuilles de *Sorbus*, donnent de petites hyphes binucléées qui s'infiltrent dans le mésophylle et se développent en un mycélium qui produit à maturité des urédospores.

Pady a fait une série d'inoculations de spores de *Gymnoconia interstitialis* sur *Rubus*. L'aecidiospore germe en un *appressorium* qui donne un tube binucléé. Les deux noyaux se divisent, l'hyphe pénètre dans le tissu et au bout de 21 jours les téleutospores apparaissent.

A propos de la Rouille du jasmin, *Uromyces Hobsoni*, Payak donne une autre interprétation de la germination de l'aecidiospore. D'après cet auteur, cette spore émet une baside à l'intérieur de laquelle passent les deux noyaux qui se divisent, mais non simultanément, parfois l'un d'eux dégénère. Mais, en général, les deux noyaux se divisent et après la formation de deux cellules binucléées, chacune envoie un stérigmate qui se dilate en une basidiospore. Celles-ci possèdent, deux, trois ou quatre noyaux.

L'auteur considère cette espèce, dans laquelle les basidiospores sont produites par les aecidiospores, comme intermédiaire vers l'évolution des formes chez les *Endophyllum*.

En effet, on a décrit chez les *Endophyllum* des basides issues de la germination des spores semblables aux aecidiospores. Les deux noyaux de cette cellule se divisent simultanément. Les quatre noyaux sont séparés par des cloisons, chaque cellule envoie un stérigmate qui porte à l'extrémité une sporidie uninucléée.

Cette aecidiospore se comporte donc comme une téleutospore mais elle n'est pas le siège d'une fusion nucléaire ni d'une méiose.

Source : MNHN, Paris

D'après MAIRE, les aecidiospores binucléées au début, chez *Endophyllum valerianae-tuberosae*, deviennent uninucléées à la suite de la dégénérescence de l'un des noyaux. Le noyau passe dans le tube germinatif, se divise, une cloison sépare deux cellules. Seul, l'article supérieur donnera une basidiospore.

Mme F. MOREAU a noté qu'après la division des noyaux de l'aecidiospore chez *Endophyllum sempervivum*, deux dégénèrent immédiatement, les deux autres fusionnent et après un court stade de repos montrent toutes les phases de la division réductrice.

Pour cet auteur, dans le même sore, il y a des spores qui ont la valeur d'aecidiospores par leur origine et de téleutospores par leur destinée. Dans la même espèce, ASHWORTH a signalé cette caryogamie, le passage du noyau dans la baside, sa division par méiose et la formation de quatre sporidies qui deviennent binucléées par la division préalable du noyau. Cette sporidie germe en une hyphe qui pénètre dans la cellule épidermique et donne une vésicule — spherical vesicle — puis un filament qui s'allonge et se cloisonne.

Enfin, pour DODGE, chez l'*Endophyllum sylvatica*, il n'y a pas de fusion nucléaire dans le cycle évolutif.

Nos observations sur l'*Endophyllum sempervivi* nous ont fait découvrir de véritables aecidies, des spermogonies considérées comme très rarement présentes et des téleutospores.

Les deux premières fructifications se trouvent dans la même pustule alors que les secondes sont dans une pustule isolée mais sur la même feuille. Les aecidies figurent avec leurs cellules basales et les aecidiospores avec chacune sa cellule intercalaire et les deux noyaux réduits à deux petites sphères fortement colorées et à structure peu nette. Ces noyaux pycnotiques ne tarderont pas à disparaître comme dans les autres espèces.

Presque toutes les cellules du filament vont devenir des spores. Nous avons vu des aecidies remplies de ces dernières alors qu'à leur base il ne reste qu'une seule assise du lacis mycélien abondant.

A côté des aecidies se trouvent les spermogonies. Dans une autre pustule figurent les sores à téleutospores. Le nombre de ces spores est assez réduit et les cellules de la base sont larges et binucléées. Les sores se forment à la surface de la feuille ou à l'intérieur du tissu. Parfois ces cavités sont isolées mais, en général, deux ou trois voisinent.

Aucune germination n'a été vue.

Source : MNHN, Paris

Nous avons vu très peu d'aecidiospores germées. Chez *P. phragmitis* nous avons rencontré, assez rarement d'ailleurs, à l'intérieur de l'aecidie, des spores vides, des débris de membranes entourés de filaments jeunes, binucléés, plus ou moins courts et d'autres circulant entre les cellules de l'hôte avec leurs noyaux très effilés comme nous en avons rencontré dans d'autres espèces. Peut-être s'agit-il là de la germination de l'aecidiospore?

Chez *Uromyces caryophillinus*, le contenu de la spore fait saillie en un tube qui s'étale à la surface de la feuille. La réaction nucléale de Feulgen a mis en évidence un très grand nombre de petits noyaux dont la disposition linéaire indique nettement une structure filamenteuse. L'aecidiospore presque vide conserve encore à sa base la cellule intercalaire avec ses deux noyaux complètement aplatis. Dans une autre aecidie, nous avons rencontré de nombreuses spores vides entourées de courts filaments à deux noyaux ayant une très belle coloration rouge violacée sur un fond de cytoplasme coloré par le vert-lumière. Aucun détail de la formation de ces filaments n'a été décelé, mais très probablement les deux noyaux ont-ils subi de nombreuses divisions rapides et simultanées (Fig. 21, Pl. III).

Spermogonies.

La pycnide ou la spermogonie débute par une petite masse de cellules qui laisse bientôt apparaître une cavité centrale. Des cellules allongées se dressent vers cette cavité qui ne tardera pas à s'ouvrir pour permettre à un bouquet de filaments d'émerger à l'extérieur.

Tous ces filaments sont cloisonnés et chaque article possède deux noyaux. A la base, ceux-ci sont assez gros et leur taille diminue en allant vers l'extrémité du filament. Ils sont très chromatiques, à structure nucléaire nette et très souvent le nucléole est bien visible.

Ces deux noyaux sont situés l'un à côté de l'autre, ou l'un sur l'autre. Le cytoplasme se condense autour d'eux de sorte que le reste de l'article montre un espace clair ce qui a fait peut-être croire à l'existence d'éléments isolés, les spermaties des auteurs, dont on connaît le rôle d'agents de duplication qui leur a été attribué. On aurait même vu ou plutôt on a cru voir leur germination. Ces filaments sortent à la surface de la feuille rarement séparément, en général en faisceaux englobés dans une substance

Source : MNHN, Paris

sirupeuse sécrétée probablement par les autres cellules de la cavité et qui leur sert, pensons-nous, de nourriture et aussi de fixation sur le support. Parfois ces filaments forment des îlots souvent arrondis qu'on trouve à la surface de la feuille ou à l'intérieur du tissu et même dans les cavités de la spermogonie. Chez *Zaghouania* il existe plusieurs îlots à l'intérieur de la cavité. Chez *Uromyces Pisi*, excellent matériel d'étude pour les aecidies et les spermogonies, on a rencontré de deux à six îlots arrondis à la surface de la feuille et même dans l'aecidie à côté de quelques aecidiospores. Ces îlots de jeunes filaments sortent au dehors parfois entiers et comme poussés par les autres filaments de la cavité. Dans d'autres cas, ils rampent sur une assez grande étendue aussi bien sur une face que sur l'autre de la feuille, où aecidies et spermogonies alternent.

Chez *U. limoni* les faisceaux sortent en éventail, se détachent de la masse interne et adhèrent à la feuille dans la substance gluante. Chez *Melampsora*, les filaments émergeants s'étalent sur une certaine étendue alors que chez *Endophyllum* ils s'épanouissent dans les espaces intercellulaires.

Ces formations peuvent à un moment donné s'entourer d'une enveloppe constituée de filaments stériles de la périphérie de l'organe et auxquels on avait attribué d'autres rôles. On voit encore dans quelques articles de ces filaments les deux noyaux entourés d'une faible couche de cytoplasme pariétal, le reste étant occupé par une vacuole (Fig. 12, 14, 15, 16 et 39, Pl. III; 32 et 33, Pl. IV).

Sous cet aspect, cette réserve de jeune mycélium, cette sorte de méristème, attend d'accomplir son destin. Mais quel est ce destin?

D'après nos observations, le moment venu, ces éléments vont proliférer. L'enveloppe stérile se disloque et les filaments prennent leur liberté, s'infiltrent sous la cuticule, entre les cellules épidermiques ou les autres, dans toute la profondeur du tissu, s'élargissent, se ramifient, se rejoignent et finissent par constituer, en se localisant, sous l'assise épidermique ou plus à l'intérieur, une masse d'articles binucléés disposés en palissade. Au moment de la fructification ils donneront des spermogonies, mais surtout des aecidies. Les deux appareils l'un à côté de l'autre, ou alternant, débutent de la même façon, montrent la même configuration de leurs cellules basales, le même aspect de leurs noyaux. Cette ressemblance est nette chez *Zaghouania*,

Source : MNHN, Paris

Endophyllum, etc. Chez *Uromyces betae*, l'association de ces appareils est plus poussée car les aecidies et les spermogonies se sont formées sur le même emplacement.

Urédospores et téleutospores.

Nous avons examiné la structure des noyaux et les divisions végétatives dans les *urédospores* et les *téleutospores* des espèces suivantes : *Puccinia bromina* Eriks. sur *Bromus maximus; P. dracunculina* Fahrend. sur *Artemisia dracunculus; P. allii* (DC.) Rud. sur *Allium oleraceum; P. vincae* (DC.) Berk. sur *Vinca major; P. aegilopis* R. Maire sur *Aegilops triaristata; Phragmidium potentillae* (Pers.) Karst sur *Potentilla verna; Coleosporium Senecionis* (Pers.) Fr. sur *Senecio vulgaris* et *C. melampyrii* (Reb.) Tul. sur *Melampyrum sylvaticum; Tranzschelia fusca* (Pers.) Diet. sur *Anemone nemorosa* et *Hemileia vastatrix* B. et Br. sur *Coffea arabica* (rég. Ilaka, Madagascar).

Seules, les *téleutospores* ont été observées dans les espèces suivantes : *Puccinia glumarum* (Schm.) Eriks. sur *Triticum sativum; P. Kraussiana* Cke. sur *Smilex Kraussiana; P. umbilici* Guep. sur *Cotyledon umbilicus* (*Umbiliculus pendulinus*) DC.; *P. morthieri* Koern. sur *Geranium pratense; P. imperatoriae* sur *Imperatoria ostruthium; Uromyces scillarum* (Grév.) Wint. sur *Muscari comosum; Gymnosporangium paraphysatum* G. Viennot-Bourgin, sur *Libocedrus macrolepis* et *Skierka congensis* P. Henn. sur *Alchornea cordifolia* (région Côte d'Ivoire).

Les *urédospores* ont été examinées chez *Hemileia Deightoni* Syd. sur *Voacanga africana; Melampsora helioscopiae* Wint. Cart. sur *Euphorbia helioscopia* et *Melampsorella symphyti* (DC.) Bub. sur *Symphytum officinale*.

Dans toutes ces espèces, la structure nucléaire ne diffère pas de celle décrite précédemment. On retrouve le même réticulum plus ou moins serré, avec des chromocentres granuleux ou de courtes bandes fines ou larges, faiblement ou bien colorées et reliées entre elles par des filaments minces. Ce réseau est uniformément répandu dans la cavité nucléaire ou présente une polarisation plus ou moins accentuée. Chez *P. umbilici*, le réseau chromatique se dispose en une sorte d'arc sur un côté de la cavité nucléaire. Le nucléole est très net et plus ou moins volumineux. La taille des noyaux varie en général entre 2 et 4 μ.

Source : MNHN, Paris

Quelques divisions nucléaires observées dans les prophases de cellules-mères des urédospores et de téleutospores ont montré 6 chromosomes chez *Puccinia dracunculina*, *P. vincae*, *P. umbilici*.

Le nombre de 8 chromosomes a été trouvé chez *Puccinia Kraussiana*, *Hemileia vastatrix*, *Uromyces Scillarum* et *Tranzschelia* (Fig. 3, 5, Pl. II; 1, 11, 17, 18, 26, Pl. III; 27, Pl. IV).

Germination des téleutospores.

Où doit-on chercher les organes fécondateurs chez les Urédinées, s'est demandé dès 1876 Maxime Cornu? Parmi les quatre appareils que possèdent les Urédinées, lequel est la forme sexuée? Pour cet auteur, les spermaties et les urédospores sont de simples conidies, donc elles doivent être exclues. Peut-être est-ce l'aecidie, bien organisée, avec sa couche prolifère protégée par d'autres formations dans le conceptacle, ou encore la téleutospore? La germination s'effectuant souvent assez tardivement, cet auteur pense qu'il serait peut-être plus naturel de rechercher les phénomènes de la fécondation dans les produits de la germination de ces spores.

Pour Vuillemin la naissance de la cellule binucléée serait le résultat d'un ensemble de phénomènes difficiles à mettre en évidence et qui se passeraient dans l'intimité du Champignon. Aucun état spectaculaire, aucun caractère morphologique spécial ne traduirait le passage d'un état à l'autre.

On a pensé aussi que cette condition se réaliserait précocement à un endroit non déterminé, d'une façon inconnue et qui peut-être n'a aucun rapport avec la formation et le rôle des téleutospores, selon un procédé qui a échappé à l'observation cytologique, et qu'une simple cellule binucléée pourrait entraîner l'organisation de tout un appareil. La naissance de cette cellule primitive se réaliserait à des moments très rares et difficiles à saisir.

Serait-ce à la germination de la téleutospore? à celle des sporidies? à un moment précis du développement où rien ne trahit les phénomènes intimes et secrets?

La fusion de deux noyaux au sein de la cellule de la téleutospore, les divisions nucléaires, et la formation du promycélium tétracellulaire et des sporidies uninucléées, une fois admises et interprétées d'une façon plus ou moins concevable, aucun autre

Source : MNHN, Paris

détail, aucune figure allant au-delà de la sporidie n'a été fournie, ou très rarement et d'une façon peu convaincante. Cette petite cellule uninucléée est-elle capable d'envahir tout un tissu, d'organiser un appareil, de trouver l'hôte adapté à son évolution? On n'a pu obtenir jusqu'ici d'infections produites par cette simple cellule, ou tout au plus, un frêle petit tube. Sa vitalité est réduite. Faudra-t-il rechercher la sporidie capable de proliférer à son berceau?

Nous avons observé la germination des téleutospores dans les espèces suivantes : *Puccinia malvacearum* Mont. sur *Malva sylvestris; P. arenariae* (Schum.) Wint. sur *Dianthus barbatus; P. adoxae* sur *Adoxa moschatelina; Uromyces ficariae* (Schum.) Lév. sur *Ranunculus ficaria; U. Hellerianus* Arth. sur *Cayaponia latebrosa; Hemileia dioscoreae-aculeata* Syd. sur *Clerodendron scadens; H. Scholzi* (P. Henn.) Syd. sur *Dioscorea hirtiflora; Gymnosporangium clavariaeforme* (Jacq.) Rees. sur *Juniperus communis; Triphragmium ulmariae* Schum. sur *Spirea ulmaria; Kuehneola albida* (Kühn) Magn. sur *Rubus* sp.; *Phragmidium tuberculatum* Müller sur Rosier cultivé; *Ravenelia zygiae* Syd. sur *Albizzia zygia; Sphaerophragmium Chevalieri* (*S. monodorae*) Hat. et Pat. sur *Monodora tenuifolia; Uraecium africanum* Cummis sur *Baphia nitida; Cronartium flaccidum* (Wild.) Fr. sur *Vincetoxicum officinalis* et sur *Paeonia* var. hort. (Alb. et Schw.) Wint.

La plupart de ces espèces sont étudiées pour la première fois. Pour le reste, les données des auteurs sont très restreintes au point de vue cytologique et le peu de figures publiées sont incomplètement déchiffrables et surtout mal interprétées.

Nos observations sur la germination, les divisions nucléaires et la formation des sporidies ne correspondent pas entièrement aux descriptions données par les auteurs et les images obtenues, souvent avec une grande netteté, n'ont été ni décrites ni figurées jusqu'ici par aucun auteur.

Dans toutes ces espèces, les téleutospores jeunes ou adultes, entourées d'une membrane mince ou épaisse, uni-, bi-, tri- ou pluricellulaires, possèdent deux noyaux. Ces spores se forment à l'extrémité des filaments qui proviennent d'un lacis cellulaire situé plus ou moins profondément dans le tissu et qui sont toujours binucléées. Les deux noyaux de la cellule-mère se divisent simultanément pour donner finalement les noyaux de la spore. Ces divisions sont parfois très nettes.

Source : MNHN, Paris

Dans chaque loge de la téleutospore, les deux noyaux sont assez rapprochés, l'un à côté de l'autre ou l'un sur l'autre, leur superposition donnant l'illusion d'un seul noyau.

Dans les spores mûres qui ne sont pas encore prêtes à germer, ces noyaux perdent peu à peu leur chromaticité et sont souvent difficilement reconnaissables.

Tous les noyaux possèdent un nucléole, jamais deux, et une membrane nucléaire nette. La chromatine est disposée en un réseau porteur de granules ou de bandes, les chromocentres, plus ou moins courts, reliés par de fins tractus, en somme la même structure que dans les espèces précédentes. Cette uniformité se retrouve aussi dans la taille des noyaux qui va de 2 à 4 rarement 5 μ. *Cronartium* possède de petits noyaux alors que chez les *Uromyces*, ils sont de taille assez élevée (Fig. 1, 2, 4, 5, 6 et 7, Pl. II; 2, Pl. III).

La fusion des noyaux s'effectue au moment de la germination qui se manifeste par l'éclatement, la déchirure ou par la gélification des membranes.

Le contenu de la loge fait plus ou moins saillie au dehors et devient un promycélium. En même temps, le noyau de fusion qui a augmenté de volume et de chromaticité, entre en division. Les premiers stades de la prophase sont assez rapides; cependant, nos fixateurs ont pu saisir de nombreux aspects. En général, à la fin de ces prophases, les filaments chromosomiques raccourcis et puis sous forme de granules de diverses tailles, se détachent facilement avec leur coloration rouge-violacée sur fond vert, teinte due à l'emploi du vert lumière.

Le dénombrement des chromosomes est assez aisé à ce stade.

Puccinia malvacearum représente l'espèce qui a été la plus étudiée au point de vue cytologique par nos prédécesseurs et aussi celle qui nous a procuré les premières surprises.

Miss Allen a décrit la fusion nucléaire comme ayant lieu avant l'apparition de la membrane épaisse de la spore. Le noyau de fusion montre un contour irrégulier et possède deux nucléoles. D'après cet auteur, les premières étapes de la division du noyau se réalisent dans la téleutospore. A la fin de la prophase, après un court état de repos, le noyau s'allonge, subit une constriction pour pouvoir passer à travers le pore de la membrane épaisse de la loge. Aussitôt arrivé dans le tube germinatif, le noyau s'arrondit et continue les stades successifs de la division.

Source : MNHN, Paris

Nous sommes persuadée que le contour irrégulier du noyau de fusion et la présence de deux nucléoles ne correspondent en réalité qu'à celui qu'impriment les deux noyaux superposés avec chacun son nucléole. Nous ne croyons pas non plus que la division du noyau s'arrête à la fin de la prophase pour un court repos, phénomène décrit chez d'autres espèces par d'autres auteurs.

Le déroulement des étapes de la prophase s'effectue normalement comme dans toutes les espèces. Il n'y a pas d'arrêt de la division, et celle-ci, une fois commencée, se poursuivra rapidement jusqu'à la fin, c'est-à-dire jusqu'à la formation des noyaux générateurs du nouveau mycélium.

Allen a décrit la chromatine sous l'aspect d'une tache chromatique mais a pu dénombrer cinq chromosomes, sans certitude d'ailleurs, vu la petitesse des noyaux. Cependant, l'auteur a constaté que le nucléole s'organise dans un lieu défini du chromosome, ce qui nous semble un peu étonnant étant donné la difficulté signalée par l'auteur d'observer et de compter les chromosomes.

Nous avons trouvé 6 chromosomes à la fin de la première prophase. Dans la deuxième division, la taille de ces derniers est réduite de moitié par rapport à la première division.

Plusieurs mitoses se succèdent pour donner un grand nombre de noyaux. Nous avons rencontré des téleutospores avec les deux loges remplies ou plutôt remplacées par des petits noyaux entourés chacun d'une couche de cytoplasme. Dans d'autres endroits, à la surface de la feuille ou dans un conceptacle situé dans la profondeur du tissu, on distingue à côté de ces éléments uninucléés, d'autres binucléés formés par l'association de deux noyaux ou de deux gamètes sous une membrane commune. Ces premières cellules binucléées s'allongent en petites hyphes. Tous ces éléments sont éparpillés dans une substance mucilagineuse issue de la gélification des membranes. Des fragments, des débris de ces dernières et parfois des loges vidées de leur contenu figurent autour de ces jeunes éléments.

Il arrive qu'après la deuxième division du noyau de fusion, le cytoplasme se condense autour de chaque noyau en délimitant quatre segments uninucléés qui s'arrondissent et qui correspondent certainement aux sporidies.

A l'intérieur de ces segments, les noyaux continuent à se diviser plusieurs fois pour former finalement des gamètes. Le

Source : MNHN, Paris

nombre de divisions semble être de cinq, si l'on en juge d'après le nombre de noyaux rencontrés dans le promycélium ou dans les sporidies. Le résultat est le même, les gamètes mis en liberté se rapprocheront par paires sous une membrane commune.

Une grande activité nucléaire a lieu à ces stades et se manifeste par l'intense coloration de la chromatine et par l'augmentation du nombre de noyaux. Les filaments s'allongent, rampent à la surface de la feuille, pénètrent à l'intérieur, s'élargissent, se cloisonnent et finissent par se localiser en un certain point donnant un massif de cellules binucléées.

A l'intérieur du tissu, nous avons vu des sores à cinq ou six îlots de filaments, parfois deux superposés, indiquant l'emplacement de deux anciennes loges où des débris membraneux colorés en brun, figurent encore.

L'aspect de ces groupes de filaments à articles binucléés, qui se développent et demeurent par la suite très importants, nous font penser aux spermogonies. Comme dans ces dernières, les filaments s'évadent pour chercher des régions saines de la feuille. Parfois les îlots s'enkystent en s'entourant de filaments stériles. Ainsi, ces réserves de jeunes filaments, à l'abri de mauvaises conditions ou peut-être respectant un temps de repos, vont proliférer à leur tour pour constituer une nouvelle génération avec de nouvelles spores, en un mot, ils assurent la permanence du Champignon.

Les filaments que nous avons vus à la surface des feuilles englobés dans une substance mielleuse, correspondent-ils à ceux décrits par Miss Allen (surface hyphae) qui pénètrent dans les cellules épidermiques ou par un stomate à l'intérieur du tissu? Et les conidies ou spores accessoires trouvées toujours à la surface de la feuille correspondent-elles aux gamètes uni- et binucléés? Ashworh a décrit également ces filaments, mais l'auteur est d'avis, avec d'autres, qu'on ne peut pas rapprocher ces hyphes des filaments réceptifs d'une spermogonie, car cette espèce, à cycle très réduit, est dépourvue des autres organes de fructification. En un mot, ces auteurs partant d'une idée préconçue, et sans donner une explication de la présence de ces hyphes identiques à celles des spermogonies, n'ont pas admis que *Puccinia malvacearum* peut produire aussi ces formations moins spectaculaires certes, que celles trouvées dans d'autres espèces et que la présence de ces dernières peut séparer deux et peut-être plusieurs générations de téleutospores, sur le même organe et sous forme toujours binucléée (Fig. 36, Pl. II; 19, 20 et 31, Pl. III).

Source : MNHN, Paris

Chez *Puccinia adoxae*, le promycélium s'échappe par une déchirure de la membrane avec les deux noyaux en un large tube irrégulier.

Après la fusion, on rencontre quelques rares divisions, une fin de prophase, 8 chromosomes de tailles diverses et des anaphases. La présence de douze noyaux et même davantage, indique que plusieurs divisions ont eu lieu. Très rarement, nous avons vu la délimitation de quatre sporidies uninucléées, ensuite binucléées, et puis plusieurs noyaux entourés chacun d'une couche de cytoplasme. Dans les sores à téleutospores, situés l'un à côté de l'autre, parfois cinq ou six, on voit parmi les débris membraneux et des loges vides, de nombreux petits éléments à un et à deux noyaux.

La présence de petites hyphes binucléées entre les cellules de l'hôte, ou groupées en îlots ou en faisceaux, puis celle de jeunes spermogonies, montrent que la germination a été achevée (Fig. 24 et 25, Pl. III).

Puccinia arenariae nous a comblé en images nombreuses et variées. Cette espèce, dépourvue des trois autres organes de fructification montre, comme *P. malvacearum*, toutes les étapes de son cycle évolutif : fusion nucléaire, méiose avec 6 chromosomes nets, anaphases avec deux groupes de petits chromosomes s'éloignant vers les pôles, une deuxième division aboutissant à la formation de quatre noyaux-fils autour desquels le cytoplasme se condense constituant quatre sporidies.

Nous avons souvent rencontré ces quatre cellules et parfois huit, par groupes de quatre, à l'emplacement des loges de la téleutospore.

Chaque sporidie est uninucléée, mais pour un temps assez court, car, aussitôt, le noyau entre en division. En général, les divisions sont simultanées, toutes les phases sont nettes. On a rencontré des sporidies à cinq, sept, huit noyaux, ce qui indique que les divisions ne sont pas rigoureusement simultanées. Au fur et à mesure que ces noyaux augmentent en nombre, la sporidie s'agrandit aussi. Bientôt des éléments uninucléés, des gamètes, sont mis en liberté, s'associent par deux et une fine membrane les enveloppe. Ces jeunes cellules binucléées s'allongent en petites hyphes qui se développent, les noyaux se divisent, le filament se cloisonne, pénètre dans des régions saines de la feuille. Souvent plusieurs filaments envahissent en même temps le tissu et l'on peut suivre leur parcours. Peu à peu ils s'élargissent, le diamètre des noyaux augmente aussi. A un moment donné, ces filaments

Source : MNHN, Paris

semblent s'arrêter dans des endroits près de l'épiderme et même plus à l'intérieur du tissu, pour former un petit îlot de cellules binucléées.

Nous avons rencontré plusieurs de ces amas de cellules, de ces primordiums, l'un près de l'autre. Dans certains, les cellules se dressent vers la cavité centrale et vont évoluer vers la formation des spores, tandis que dans d'autres, des filaments minces et binucléés, s'entourent d'une enveloppe de cellules stériles.

Ces jeunes spermogonies demeurent à l'état de repos végétatif jusqu'au moment où le Champignon aura besoin d'une nouvelle génération de spores. Alors cette réserve de mycélium se débarrassera de sa couche protectrice, et une nouvelle invasion ne tardera pas à se déclencher (Fig. 12, 14, 15 à 22 et 39, Pl. II).

Chez *Uromyces ficariae* qui semble évoluer vers le type à téleutospores seulement, les urédo étant très rares et mélangées aux téleutospores dans le même sore, on trouve la même évolution : fusion nucléaire suivie de méiose avec 8 chromosomes, puis d'autres divisions. A la fin, des gamètes uninucléés associés en cellules binucléées qui s'allongent en hyphes fines évoluent autour de membranes désorganisées. Englobées dans une substance qui s'étale à la surface de la feuille et pénètre comme un tube dans le tissu par le stomate, s'infiltre sous la cuticule et dans les espaces intercellulaires. Cette substance qui provient probablement de la gélification des membranes, des pédicelles, leur sert de nourriture jusqu'au moment où dans la feuille, ces filaments se développent et demeurent capables d'assurer leur survivance. Ces jeunes hyphes évoluant en groupes, en faisceaux et parfois s'enkystant, remplacent-elles dans leur rôle les filaments formés dans les spermogonies? Très probablement car, après un certain temps, on les voit dans le tissu suivre le même chemin, s'élargir, se ramifier, s'épanouir et donner à leur tour des massifs de cellules, des primordiums d'où naîtront d'autres appareils sporifères (Fig. 13, Pl. II).

Uromyces Hellerianus représente un très intéressant matériel pour l'étude du mycélium avec ses noyaux très gros par rapport à la taille des articles.

Au moment de la germination, la membrane de la téleutospore éclate et les deux noyaux se fusionnent. A la division on voit de très belles fins de prophase avec 8 filaments chromosomiques de tailles diverses, puis des métaphases à chromosomes sous forme de granules très colorés. Ces chromosomes sont plus gros

Source : MNHN, Paris

que ceux observés dans les divisions somatiques, à l'extrémité des filaments qui donneront les téleutospores. Après la deuxième division, le cytoplasme découpe quatre segments à l'intérieur desquels les divisions continuent.

Dans un promycélium où la délimitation des sporidies n'a pas été faite, nous avons pu compter jusqu'à 32 noyaux issus de cinq mitoses. C'est dans cette masse de petits noyaux que s'annonce déjà une tendance de rapprochement par deux. A la fin, ces noyaux, ces gamètes, entourés chacun d'une mince couche de cytoplasme, vont s'unir par couples autour desquels une membrane isolera de petites cellules binucléées qui s'allongent en courtes et frêles hyphes. Ces dernières pénètrent par petits groupes sous la cuticule où elles s'étalent, s'élargissent et forment en se touchant un massif de cellules polyédriques à deux noyaux. Ce tissu donnera-t-il naissance à un appareil à téleutospores ou à des spermogonies? Nous avons rencontré deux fois seulement une cavité remplie de filaments fins, à articles binucléés et ayant l'aspect d'une jeune spermogonie (Fig. 23 et 37, Pl. III).

Les téleutospores de *Gymnosporangium clavariaeforme* représentent un matériel excellent pour l'étude du noyau et de ses divisions. Baignant dans une masse gélatineuse formée par la gélification des pédicelles et probablement d'autres filaments, toutes les étapes intimes du développement du Champignon peuvent être saisies. De jeunes téleutospores, à côté d'autres plus âgées, avec leurs beaux noyaux se confondant presque en un seul, puis d'autres, plus gonflées par la germination et la division du noyau de fusion qui s'amorce par une coloration vive de la chromatine, en même temps que les membranes des loges commencent à fondre. Les deux cellules peuvent se développer ensemble ou séparément en se détachant l'une de l'autre, ce dernier cas semblant le plus fréquent. Il n'est pas rare de voir les deux loges de la spore remplies de nombreux noyaux. Nous avons compté dans chacune 32 noyaux issus de la cinquième division effectuée depuis la méiose. Dans celle-ci, les stades sont nets et comparables à ceux de Champignons supérieurs : prophase avec 8 filaments chromosomiques, montrant souvent leur structure double, leur raccourcissement et leur condensation en chromosomes définitifs de tailles diverses comme l'étaient les filaments, puis l'anaphase avec l'ascension des chromosomes à taille réduite de moitié, en deux groupes vers les pôles, où ni centrosome ni aster ne figurent

Source : MNHN, Paris

malgré les méthodes employées. Une nouvelle division des noyaux-fils à peine organisés suit et puis d'autres encore.

Ces divisions ont lieu très rapidement, les noyaux qui en proviennent ne se détachent, avec leur cytoplasme environnant, qu'à la fin des divisions.

Parfois, les quatre premiers noyaux formés s'organisent aussitôt, le cytoplasme se condense autour et ainsi quatre segments, qui s'arrondissent un peu, les sporidies, occupent la cavité de chaque loge. Bientôt les divisions continuent dans ces vésicules, des condensations cytoplasmiques découpent dans chacune d'autres éléments uninucléés et, finalement le résultat est le même, de petits noyaux, entourés de cytoplasme, évoluant dans la substance nutritive, s'associent par deux pour donner une cellule binucléée qu'une membrane commune entoure. Les cellules deviennent de petites hyphes qui se développent et donneront naissance à d'autres formations qui assureront la continuité du Champignon.

Nous avons rencontré vers la surface de la feuille de petits îlots constitués de filaments fins binucléés, puis de plus en plus larges, à cytoplasme dense et à noyaux très chromatiques. Dans d'autres endroits, de jeunes téleutospores s'organisent dans ces touffes de filaments.

On a décrit chez les *Gymnosporangium* deux sortes de téleutospores, les unes entourées d'une membrane épaisse, jaune brunâtre, les spores de conservation qui germent en un promycélium court portant les sporidies latéralement, les autres à membrane mince, donnant un tube long avec les sporidies à son extrémité.

D'après nos observations, les deux sortes de spores germent sur place, parfois en même temps, dans la substance mucilagineuse, les parois épaisses contribuant beaucoup en se gélifiant, à la formation de celles-ci. On peut voir sur la même coupe, les trois générations de téleutospores, quelques-unes en formation à membrane mince, d'autres à membrane plus épaisse et non colorée, et les téleutospores âgées avec leur membrane brune. Dans ces trois générations, les loges sont à deux noyaux.

On sait que l'état aecidien de cette espèce se passe sur *Crataegus* et qu'il existe une étroite relation entre celui-ci et les téleutospores, la présence de ces deux hôtes-support étant obligatoire pour l'évolution du Champignon.

Des expériences faites avec beaucoup de précautions ont apporté quelques résultats. Edith STEVENS a obtenu sur *Pyrus*

Source : MNHN, Paris

coronaria des aecidies et des pycnides de *Gymnosporangium juniperi*.

Nous n'avons pas examiné ces fructifications et nous ne savons pas si le comportement des téleutospores et de leurs sporidies en germant sur un nouvel hôte, se déroule de la même façon que sur le *juniperus* ni à quelle génération les téleutospores cessent de germer sur le Gymnosperme et cherchent le deuxième hôte-support.

Nous avons rencontré dans nos préparations quelques rares urédospores. Les deux noyaux se divisent simultanément. Sur les quatre noyaux formés, deux subissent la même désorganisation que nous avons maintes fois observée chez d'autres espèces.

Le volume de ces deux noyaux diminue de plus en plus et ils apparaissent finalement comme deux globules, parfois superposés, presque sans structure et fortement colorés en rouge dans la réaction nucléale de Feulgen (Fig. 6, 9, 10, 11, 33, 34, 35 et 38, Pl. II; 17-25, Pl. IV).

Chez *Triphragmium ulmariae*, la dernière cellule du filament mycélien qui va donner la téleutospore possède six noyaux. Deux cloisons séparent cette cellule très élargie en trois loges à disposition rayonnante et non linéaire comme dans les autres espèces. Finalement une membrane épaisse colorée entoure chaque loge.

Aucun détail cytologique n'a été apporté jusqu'à ce jour, mise à part une description faite, en 1908, par E. W. Olive qui a signalé des divisions dans les spermogonies seulement, des divisions avec 8 chromosomes, centrosomes et asters.

Nous avons rencontré peu de figures de la première division du noyau de fusion, sinon deux prophases à 8 filaments chromosomiques inégaux, et puis à chromosomes définitifs. Par contre, on a vu plusieurs images d'anaphases et de télophases de divisions ultérieures, et aussi des loges remplies de petits noyaux. Les trois cellules de la téleutospore peuvent se séparer et évoluer indépendamment l'une de l'autre, mais, en général, elles se développent sur place pendant que leur membrane se gélifie.

Après la formation des quatre noyaux-fils, le cytoplasme se condense autour de chacun d'eux puis intervient une nouvelle division dans ces segments, ou sporidies, suivie de deux autres encore. Ces divisions ne sont pas simultanées si l'on en juge par le nombre inégal de noyaux dans chaque segment.

Il arrive souvent, après les divisions qui s'effectuent très rapidement, sans qu'un découpement du cytoplasme ait lieu autour

Source : MNHN, Paris

des noyaux, de voir dans la loge agrandie les noyaux s'approcher par deux et s'entourer ensuite d'une membrane commune. Quelques débris désorganisés de sa paroi figurent autour de ce promycélium interne qui apparaît rempli de ces cellules qui s'allongent en petites hyphes et qu'on peut rencontrer par la suite sous la cuticule et entre les cellules du tissu parasité. Ce jeune mycélium ne tardera pas à se développer et à donner d'autres fructifications. A ce propos, nous n'avons observé que quelques îlots de fins filaments à la surface et à l'intérieur de la feuille. Dans d'autres endroits, un groupe de 7 à 9 cellules binucléées constitue un primordium sous l'épiderme (Fig. 32, Pl. II; 1 à 4 Pl. IV).

Il n'existe que très peu de renseignements sur le *Phragmidium tuberculatum* et aucun sur les phénomènes nucléaires.

Les téleutospores proviennent de la dernière cellule d'un filament où les deux noyaux se divisent simultanément. Dans cette cellule assez longue et large, les noyaux-fils continuent à se diviser sans qu'une paroi délimite des cellules. Nous avons pu suivre deux et trois divisions qui aboutissent à la formation de quatre ou huit cellules binucléées.

Les divisions sont à 8 chromosomes.

Après la séparation des loges, quatre ou huit, la téleutospore s'entoure d'une membrane brune. A ce propos, nous avons observé que celle-ci ne correspond pas à une vraie membrane mais à une enveloppe constituée de filaments stériles à paroi colorée et épaissie. Quelques articles de ces tubes mycéliens ont conservé un certain temps leurs deux noyaux refoulés vers une extrémité de la cellule par une grosse vacuole.

Des images très instructives montrent ces filaments couvrant les loges superposées.

Nous avons tenté de découvrir l'origine de ces tubes mycéliens et pensons qu'il s'agit des paraphyses, des poils, qui accompagnent, dans le conceptacle, les jeunes téleutospores.

Presque tous les stades de la division du noyau de fusion y figurent : prophase avec 8 chromosomes, deux fois plus gros que dans les filaments végétatifs, anaphases, télophases, deuxième prophase, puis des sporidies uni-, bi-, tétranucléées et même à huit noyaux autour desquels le cytoplasme se découpe. On voit des images très nettes de ces loges agrandies, détachées l'une de l'autre dans la file et entourées par les tubes stériles désarticulés.

Il arrive aussi que le cytoplasme n'isole pas de segments et les

Source : MNHN, Paris

noyaux remplissent alors le promycélium où nous avons pu compter jusqu'à 32 noyaux montrant une nette tendance à se rapprocher par deux, puis voir la naissance de petites cellules binucléées. Chez *P. potentillae*, deux belles figures de cavités remplies de nombreux noyaux ont été également vues. Nous avons rencontré de très nombreux éléments uni- et binucléés, de petites hyphes, le long de tubes stériles et à la surface de la feuille. Ces petits filaments pénètrent dans le tissu, sous la cuticule et plus à l'intérieur formant de petits groupes de cellules qui se développent. Des filaments assez longs, parfois parallèles à la cuticule, envoient des ramifications qui gagnent les espaces intercellulaires où, un petit massif de cellules binucléées s'organisera pour donner un nouvel organe (Fig. 6 à 16, Pl. IV).

Beaucoup moins d'images chez *Kuehneola albida*, mais suffisantes pour conclure que la germination des téleutospores, disposées en chaînettes de quatre cellules, se réalise comme dans les espèces précédentes. La Fig. 32, Pl. III, montre les quatre loges à membrane désorganisée et de nombreux éléments uni- et binucléés autour. Ces images ont été rencontrées plusieurs fois, mais par contre aucune division n'a été saisie au cours de ces formations.

C'est dans les cellules-mères des urédospores, qui figurent sur la même feuille, que des divisions simultanées, à 8 chromosomes, donnent quatre noyaux dont deux d'entre eux, comme dans tant d'autres exemples, se désorganisent et finissent par disparaître.

On a décrit chez *Cronartium* des téleutospores sessiles, unicellulaires, agglutinées dans une colonnette qui se dresse à la surface de l'organe atteint.

Ces spores germent sur place en donnant un promycélium à quatre cellules dont chacune émet un stérigmate portant, à son extrémité, une sporidie uninucléée qui devient binucléée dans la sporidie secondaire par la division de son noyau. Celle-ci germe, après un court stade de repos, en un tube qui pénètre dans le tissu et se développe en un thalle constitué d'articles uninucléés.

Colley a décrit chez *C. flaccidum* des noyaux à chromatine polarisée, des divisions à 8 chromosomes dans le cycle haploïde et de 16 dans le diploïde. Cet auteur a signalé également des centrosomes qui figurent déjà à l'extérieur de la membrane nucléaire, et des radiations astériales au moment des divisions.

Source : MNHN, Paris

Les téleutospores se forment aux lieu et place des urédospores ou mélangées avec elles.

Nous avons examiné un très grand nombre de préparations grâce à un matériel abondant récolté sur les feuilles de Pivoine et de Dompte-venin.

Nous avons observé que, dans le jeune conceptacle, certains filaments vont évoluer en donnant des téleutospores et d'autres des urédospores. Dans la cellule terminale du filament, les deux noyaux subissent des divisions simultanées qui aboutissent à la formation des spores. Ces divisions sont à 6 chromosomes nets. En même temps que s'organisent les futures spores, d'autres filaments partent de la base du conceptacle, s'allongent beaucoup et enveloppent les deux sortes de formations comme un pseudo-péridium protège les aecidiospores dans une aecidie.

Dans les conceptacles à urédospores seulement, le péridium ne dépasse pas cet appareil, mais, dans les conceptacles à téleutospores, ou mixtes, les premières étant très allongées, les filaments stériles les suivent jusqu'au sommet pour les recouvrir. Au moment de la germination, cette enveloppe se désorganise, se gélifie, mettant en évidence les quatre cellules de la téleutospore.

Les urédospores disposées en chapelet apparaissent également. Elles sont arrondies, à cytoplasme dense et possèdent deux noyaux qui se divisent. Comme dans la cellule-mère, on compte, dans les métaphases et dans les fins d'anaphase, 6 chromosomes sous forme de petits granules. De ces quatre noyaux, deux vont s'agrandir, alors que les deux autres, se désorganisent. Il sont très chromatiques ayant finalement l'aspect de globules, l'un à côté de l'autre, l'un sur l'autre, parfois accolés à l'un des noyaux de la spore. Finalement ils se transforment en granules entourés d'une auréole.

Lorsque les téleutospores germent, chaque loge pousse un prolongement qui ne tarde pas à se déchirer et à livrer passage au contenu cellulaire, au cytoplasme et aux deux noyaux. De nombreuses et belles images montrent des loges vides et divers aspects de la cellule avec son prolongement, une sorte de stérigmate qui se dilate à son extrémité en une vésicule qui augmente de volume pour recevoir les deux noyaux. En un mot, le promycélium se transforme directement en une sporidie binucléée. Pour savoir quelle est l'évolution ultérieure de cette cellule il faut regarder vers le sommet de la colonnette, car, comme SAPPIN-

Source : MNHN, Paris

TROUFFY l'a dit, avec raison d'ailleurs, la fusion nucléaire se produit dans chaque loge de la téleutospore allant du sommet à la base.

En effet, c'est dans cette cellule arrondie que les deux noyaux vont se fusionner et après un cours stade de repos se diviser pour fournir les éléments uninucléés, les gamètes, lesquels, en s'associant par deux, sous une membrane commune, donnent les premières cellules binucléées.

D'assez rares, mais de très instructives images nous ont été fournies par des groupes de ces cellules arrondies, celles à deux noyaux, à un gros noyau après la fusion, noyau peu chromatique au stade de repos, reprenant sa coloration vive au moment de la division à 6 chromosomes nets. Quelques anaphases et surtout de nombreux noyaux remplissent chaque cellule élargie et déformée parfois. Une condensation du cytoplasme autour de deux gamètes ne tarde pas à délimiter de petites cellules et des hyphes binucléées, groupées autour de membranes désorganisées, gélifiées. Cette gélification commence d'ailleurs à l'extrémité supérieure de la colonnette en même temps que s'amorce la germination avec la fusion nucléaire comme point de départ. Comme dans les autres espèces ces jeunes hyphes envahissent des régions saines du tissu atteint et se développent à son intérieur (Fig. 23-29, Pl. II; 27-30 et 38, Pl. III; 5 et 29, Pl. IV).

Nous n'avons pas assisté à la formation d'un appareil fructifère produit par ce mycélium issu de la germination des téleutospores. En principe, cette Rouille étant considérée comme strictement hétéroïque, le mycélium doit donner des aecidies, à condition que les téleutospores soient transportées sur le Pin sylvestre, fait démontré depuis 1886 par CORNU et expérimentalement obtenu chez une espèce très voisine *C. ribicola*. CLINTON et MC CORMICK ont transporté des téleutospores de cette Rouille sur *Pinus strobus*, en serre, et ont obtenu des aecidies quelques mois après l'inoculation. Les sporidies ont donné d'abord des spermogonies. Une expérience inverse a abouti à la formation, à la suite du transport des aecidiospores sur les feuilles de Groseiller, de sores à urédo et à téleutospores.

Chez *C. flaccidum* nous pensons que le mycélium issu de la germination des téleutospores sur place donnera, très probablement, une nouvelle génération d'urédospores et de téleutospores. Ce mycélium est constitué de cellules binucléées et il est très probable qu'il en est de même dans l'hôte à aecidiospores.

Source : MNHN, Paris

Nous n'avons pas vu la germination des téleutospores chez les *Coleosporium* examinés, mais nous croyons, selon quelques images saisies, que ce processus, comme leur formation, se déroule à peu près de la même façon que chez *Cronartium*.

Dans la cellule terminale du filament téleutosporifère, les deux noyaux se divisent deux fois, trois parois séparent quatre cellules binucléées qui s'entourent d'une membrane mucilagineuse. Au moment de la germination, par la fonte de cette gaine, les quatre loges de la téleutospore peuvent se séparer et évoluer sur place. Chacune d'elles forme un prolongement, une sorte de stérigmate, porteur à son extrémité, d'une grosse vésicule où passent les deux noyaux et le cytoplasme.

Nos observations s'arrêtent là, mais nous sommes persuadée que la fusion nucléaire a lieu dans ces vésicules, dans ces sporidies et qu'après un court stade de repos, des divisions successives fourniront les noyaux d'une nouvelle génération.

Les trois dernières espèces, *Phragmidium*, *Cronartium* et *Coleosporium*, se rapprochent assez sensiblement par le comportement de leurs téleutospores. Ces dernières proviennent d'une cellule binucléée dans laquelle les deux noyaux se divisent simultanément pour constituer les quatre loges, parfois huit chez *Phragmidium*, à la suite d'une troisième division.

Après leur formation, une enveloppe commune protège les loges, enveloppe constituée de tubes mycéliens ou de filaments à articles plus larges chez les unes et une membrane gélatineuse ou gangue muqueuse selon l'expression de Sappin-Trouffy chez le *Coleosporium*. La gélification de ces enveloppes au moment de la germination doit servir, croyons-nous, de milieu nutritif et protecteur pour les premiers éléments formés dans l'évolution du Champignon.

Avant d'en terminer avec l'exposé de nos observations sur la germination des espèces trouvées en France, disons quelques mots sur celles originaires des pays chauds.

Hemileia Scholzi et surtout *H. dioscoreae*, nous ont livré quelques belles images de jeunes primordiums à cellules binucléées, plus ou moins grandes, et à cytoplasme dense. Ensuite des filaments mycéliens qui sortent par le stomate montrent quelques divisions. Ailleurs, dans un amas de membranes désorganisées, à la surface de la feuille, des gamètes uninucléés voisinent avec de petites cellules binucléées. A côté des téleutospores en germination, une prophase à 8 filaments de tailles diverses chez

Source : MNHN, Paris

H. Scholzi et une anaphase de la première division du noyau de fusion, en groupes de 8 petits chromosomes sous forme de granules, chez *H. dioscoreae*. Chez cette dernière espèce, même aspect de cellule remplie de nombreux noyaux, dans d'autres, condensation du cytoplasme autour des quatre noyaux-fils donnant des segments uninucléés qui deviennent aussitôt binucléés et plurinucléés à la suite de divisions répétées.

On note aussi la présence de filaments enkystés, au repos, ou, quittant cet état, se préparant à envahir d'autres régions saines de la plante-support. Aucune autre fructification, à part des urédospores à très gros noyaux (Fig. 1, Pl. II; 33 et 34, Pl. III).

Chez *Ravenelia zygiae* quelques téleutospores vidées de leur contenu qui se retrouve au voisinage avec le noyau de fusion en division. Une fin de prophase avec 8 chromosomes et une anaphase où les 16 petits chromosomes s'éloignent en deux groupes de 8 vers les pôles.

Une deuxième division aboutit à la formation de quatre segments uninucléés qui deviennent binucléés et plurinucléés à la suite de divisions successives. Finalement, il se constitue de petits éléments, avec noyau et cytoplasme, les gamètes, qui s'associent par deux. On les voit au voisinage de petites cellules binucléées, de frêles hyphes plus ou moins larges, le tout englobé dans une substance d'aspect gélatineux qui provient probablement de la désorganisation des cellules voisines et des pédicelles (Fig. 37, Pl. II).

Quant aux vésicules hyalines qui se trouvent autour des téleutospores et dont on ne connaît pas précisément le rôle, peut-être en joueraient-elles un au moment de la germination? Il semble que ces formations se gonflent à l'humidité. Des urédospores à quatre noyaux dont deux en état de désagrégation ont été souvent rencontrées.

Nous n'avons trouvé que très peu de renseignements relatifs au *Sphaerophragmium Chevalieri* chez qui les téleutospores, groupées par quatre ou davantage, évoluent en général sur place. Ainsi dans une téleutospore peut-on rencontrer une prophase à 8 chromosomes raccourcis, dans une autre, ces derniers sont définitifs et ont la forme de granules. Après la formation de quatre sporidies, interviennent des divisions successives et finalement on obtient de nombreux noyaux, associés par deux. Des restes de membranes adhèrent encore à ces segments.

Source : MNHN, Paris

Dans un stade plus avancé, de petites hyphes binucléées pénètrent dans le tissu et forment, sous la cuticule, un amas de cellules de diverses grandeurs, à contenu dense et à noyaux très chromatiques.

A deux reprises seulement nous avons rencontré un conceptacle ressemblant à une spermogonie. A-t-il été formé par ces jeunes cellules au cours de leur évolution? Très probablement.

C'est un matériel d'étude très intéressant et riche en images qu'*Uraecium africanum*, récolté à Adiopodoumé, en Côte d'Ivoire, et qui nous a permis de retrouver les mêmes étapes franchies par les téleutospores en germination. Prophase de la première division à 6 chromosomes, anaphase à 12 petits chromosomes répartis en deux groupes de 6, puis des sporidies uninucléées, ensuite binucléées, puis tétranucléées. Parfois les divisions rapides se sont succédées sans segmentation et des loges à 8, 16 et 32 noyaux issus de divisions successives ne sont pas rares.

Dans un sore, des éléments uninucléés, de petites cellules et hyphes binucléées, des hyphes plus longues plurinucléées, forment des îlots autour des membranes désorganisées.

On note des divisions à 6 petits chromosomes dans les extrémités des filaments d'un sore et dans celles des ramifications des hyphes. A part ces éléments, les urédospores à gros noyaux avec réseau lâche, à chromocentres accentués, de petites formations spermogoniales entourées de cellules stériles figurent sur le même tissu parasité (Fig. 35 et 36, Pl. III).

Résumé.

Il résulte de nos observations sur le noyau des Urédinées, sa structure et ses divisions, son comportement dans les organes de fructification et pendant la germination des téleutospores, les faits suivants :

Dans les *spermogonies*, les filaments ne sont pas uninucléés et ne donnent pas, par bourgeonnement, de petites cellules arrondies, les spermaties, dont le rôle était inconnu jusqu'ici, mais soupçonné comme aidant à la diploïdisation des articles uninucléés. Ces filaments ne sont en réalité que de simples hyphes constituées d'articles à deux noyaux.

Ces articles, plus espacés, à noyaux de taille plus ou moins grande vers la base du conceptacle, deviennent de plus en plus serrés vers les extrémités.

Source : MNHN, Paris

Les deux noyaux très chromatiques, l'un à côté de l'autre dans les filaments plus larges, l'un sur l'autre se confondant presque dans les hyphes plus fines, sont entourés d'une couche de cytoplasme qui laisse le reste de l'article presque vide, ce qui leur donne l'aspect d'éléments isolés.

Les filaments sortent par l'orifice de l'appareil, rarement isolément mais en général groupés en faisceaux, englobés dans une substance sirupeuse que nous pensons leur servir de nourriture et de protection jusqu'au moment où ces filaments, qui rampent à la surface de la feuille, pénètrent à son intérieur pour envahir une région saine. Ils s'infiltrent entre les cellules, s'élargissent et finissent par se localiser en formant un petit massif de cellules binucléées.

A un moment donné, ce primordium donnera naissance à un nouvel organe, une autre spermogonie ou une aecidie. On sait, d'ailleurs, que la formation de cette dernière est précédée par celle de spermogonies et que ces organes apparaissent sur le même hôte et à la même époque, aux dépens de primordiums existants.

Souvent ces deux appareils se trouvent l'un à côté de l'autre ou alternent. Ils débutent de la même façon, montrent la même disposition, la même configuration de leurs cellules basales, le même aspect de leurs noyaux. C'est la différenciation ultérieure qui diffère.

Dans certaines conditions, les filaments de la périphérie du conceptacle couvrent les hyphes centrales, épaississent un peu leur membrane qui se colore et, sous cet état, le Champignon conserve cette réserve de mycélium jusqu'au moment où il prolifère, en rejetant son enveloppe stérile, en s'épanouissant dans des endroits non encore parasités. En un mot, les filaments de la spermogonie représenteraient les éléments d'infection et de persistance de l'état mycélien. Ils agissent comme une sorte de méristème et représentent le point de départ d'une nouvelle poussée mycélienne capable de donner des fructifications.

Dans les *aecidies*, dès le stade le plus jeune, réduit à quelques cellules, jusqu'à la formation des spores, dans les cellules les plus profondes, dans les cellules basales et dans celles de l'enveloppe protectrice du pseudopéridium, le nombre de noyaux est toujours de deux. Il n'y a pas d'articles uninucléés comme il n'y a pas de migrations nucléaires ou de passage du noyau d'une cellule dans l'autre à travers un pore, ni de conjugaison entre

Source : MNHN, Paris

deux cellules par la résorption de la paroi commune, phénomènes admis jusqu'ici pour expliquer la naissance de la cellule binucléée.

Dans les sores à *urédo* comme dans ceux à *téleutospores*, tous les articles sont binucléés. Chez *Puccinia malvacearum*, *P. arenariae* et autres Rouilles à cycle réduit, et qui ne possèdent que des téleutospores, les autres fructifications manquant, la présence de deux noyaux par cellule est constante. Il n'y a pas de fusions cellulaires à la base des spores comme il l'a été signalé et par lesquelles s'établirait le stade binucléé chez ces espèces où le mycélium, issu de sporidies, est considéré comme constitué d'articles à un noyau.

Les *téleutospores*, contrairement à ce qui a été énoncé, ne sont pas uninucléées, ne se conservent pas sous cet aspect mais sous la forme binucléée. Les deux noyaux sont situés l'un sur l'autre, parfois si étroitement rapprochés que leur superposition donne l'illusion d'un seul noyau. Ces derniers perdent leur chromaticité à l'état de repos prolongé et peuvent difficilement être reconnus.

La fusion nucléaire se réalise au moment de la germination qui se manifeste par un faible agrandissement de la cellule et par une déchirure ou une désintégration de la paroi, le contenu, cytoplasme et noyaux, étant ainsi libéré. C'est dans ce contenu, dans ce promycélium interne ou externe qu'auront lieu les divisions nucléaires.

La première division débute par un accroissement du volume et de la chromaticité du noyau de fécondation. Des filaments s'accentuent dans le réseau, s'épaississent, se raccourcissent et apparaissent à la fin de la prophase sous forme de granules plus ou moins grands. Le nombre de ces chromosomes est de 6 ou de 8 selon l'espèce. Dans la deuxième division, ces derniers sont réduits de moitié. Ni centrosomes, ni asters ne figurent aux pôles du fuseau. La membrane nucléaire ainsi que le nucléole disparaissent à la fin de la prophase.

Plusieurs divisions ont lieu dans ce promycélium qui se remplit de nombreux noyaux. On en a compté jusqu'à 32 issus donc de cinq divisions successives.

En général, après la deuxième division, les quatre noyaux-fils s'entourent de cytoplasme qui découpe quatre segments qui s'arrondissent. Ces segments correspondent certainement aux quatre sporidies. Dans ces dernières, les noyaux continuent à se

Source : MNHN, Paris

diviser et on en trouve ainsi deux, quatre ou huit. Finalement le même nombre de divisions est réparti entre les quatre sporidies. La même espèce peut présenter ou non cette segmentation ce qui a conduit, pensons-nous, aux diverses interprétations de la formation des sporidies.

Chez *Cronartium*, le promycélium se transforme directement en un stérigmate qui se dilate à l'extrémité en une large vésicule qui reçoit les deux noyaux de la loge de la téleutospore. La fusion nucléaire a lieu dans cette vésicule, dans cette sporidie où, après un court état de repos, interviendront les divisions. Finalement un grand nombre de noyaux remplissent cette formation.

Après les divisions nucléaires, le cytoplasme se condense autour de chaque petit noyau, constituant ainsi des éléments uninucléés, des gamètes, qui ne tarderont pas à s'associer par deux, sous une membrane commune, donnant de la sorte la première cellule binucléée.

La tendance à cet appariement est souvent visible dans le promycélium plurinucléé.

L'activité nucléaire est très grande dans les jeunes éléments, petites cellules, hyphes binucléées, allongées, ramifiées, qui évoluent dans la substance gélatineuse, mélangés aux débris, aux fragments membraneux, même à des loges vides non encore désorganisées.

Cette substance produite par la fonte de ces membranes, et peut-être aussi par celle des poils, des paraphyses, sert, comme pour les filaments de spermogonies, de nourriture et de support, dans les premières étapes de leur évolution.

Les jeunes filaments pénètrent dans les régions saines, se ramifient, se développent, se cloisonnent et donnent un mycélium qui fournira d'autres appareils de fructification.

Dans plusieurs espèces, *Puccinia malvacearum* notamment, les hyphes issues de la germination des téleutospores donnent des formations ressemblant aux spermogonies. Dans la cavité des téleutospores, aussi bien à la surface de la feuille qu'à son intérieur, on trouve des îlots de filaments minces qui se développent par la suite, envahissent les tissus. En surface, ils rampent en faisceaux comme ceux de spermogonies, y pénètrent pour se condenser finalement en un massif de cellules binucléées qui donneront des téleutospores à la fin de la végétation.

Il semblerait que ces sortes de spermogonies, ces formations végétatives, séparent deux et peut-être plusieurs générations

Source : MNHN, Paris

de téleutospores sur le même organe et sous forme toujours binucléée.

Ces spermogonies sont plus ou moins importantes, moins spectaculaires que chez les autres espèces et leur présence accompagne presque toujours celle de téleutospores.

Le rapport entre téleutospores et spermogonies paraît donc assez étroit. Ceci n'est d'ailleurs pas surprenant puisqu'il est admis que les sporidies issues de la téleutospore, chez les Rouilles à cycle complet, donnent des aecidies et des spermogonies et que, dans beaucoup d'espèces, plusieurs générations de cellules mycéliennes se succèdent avant la formation des téleutospores.

Toutes ces observations ont été faites sur la vie du Champignon telle qu'elle se passe dans la nature. Aucune expérience, aucune inoculation ou transfert de spores n'ont été tentés. La germination n'a pas été forcée.

Nous n'avons pas la prétention d'apporter un changement dans les faits déjà acquis sur l'évolution de ces Champignons, car de nouvelles recherches s'imposent. Cependant, nous sommes persuadée que les observations d'ordre cytologique pourraient permettre de trouver une solution et apporter des renseignements utiles touchant surtout ce jeu d'alternances. Quelles compensations peuvent avoir les espèces dépourvues d'un ou de plusieurs appareils de fructification? La perte de chromatine manifestée par la désorganisation de deux noyaux sur quatre, dans la cellule-mère des aecidiospores et des urédospores, souvent constatée dans les espèces examinées, supplée-t-elle, jusqu'à un certain point, la réduction chromatique, ce qui permet à ces deux sortes de spores de se répéter, de donner plusieurs générations?

On sait que chez les Rouilles à cycle complet, les deux phases, haplophase et diplophase, peuvent se dissocier dans leur développement au lieu de se succéder immédiatement et que la fusion nucléaire n'est pas suivie aussitôt de la réduction chromatique.

Certainement nos observations s'éloignent sensiblement de ces notions établies; par contre, elles s'identifient presque dans leur caractères intimes à celles que nous avons faites chez les Ustilaginées, ces autres parasites qui figurent, à côté des Urédinées, dans le groupe des Hétérobasidiées.

Chez les unes comme chez les autres, les deux stades uninucléés, le noyau de fusion et le noyau-gamète sont de courte durée. Dans le premier stade, le noyau est diploïde, dans le second, il est haploïde.

Source : MNHN, Paris

Fusion nucléaire et réduction chromatique se succèdent immédiatement sur place, sur le même hôte.

Les noyaux destinés à fusionner sont d'origine différente et sont séparés du noyau initial par un certain nombre de générations.

Le stade binucléé, né de l'association de deux gamètes sous une membrane commune, prédomine, occupe la partie la plus étendue du cycle évolutif. C'est la forme sous laquelle vit le Champignon.

Travail réalisé au Laboratoire de Botanique de la Sorbonne. Paris.

BIBLIOGRAPHIE

AJREKAR (S. L.) et TONAPY (B. R.). — A note on the life-history of *Uromyces Aloës* (Cke) Magn. *Jour. Ind. Bot. Soc.*, 3, 1923.

ALLEN (Ruth F.). — A cytological study of *Puccinia glumarum* on *Bromus marginatus* and *Triticum vulgare*. *Journ. of Agric. Res.*, 36, 1928.

— A cytological study of heterothallism in *Puccinia graminis*. *Ibid.*, 40, 1930.

— A cytological study of heterothallism in *Puccinia triticina*. *Ibid.*, 44, 1932.

— A cytological study of heterothallism in *Puccinia coronata*. *Ibid.*, 45, 1932.

— Further cytological studies of heterothallism in *Puccinia graminis*. *Ibid.*, 47, 1933.

— A cytological study of the teliospores, promycelia and sporidia in *Puccinia malvacearum*. *Phytopath.*, 23, 1933.

— The spermatia of Corn rust, *Puccinia sorghi*, *Ibid.*

— The spermatia of Flax rust, *Melampsora Lini*, *Ibid.*

— A cytological study of heterothallism in flax rust. *Jour. of Agric. Res.*, *49*, 1934.

— A cytological study of *Puccinia malvacearum* from the sporidium to the teliospore. *Ibid.*, 51, 1935.

ANDRUS (C. F.). — The mecanism of sex in *Uromyces appendiculatus* and *U. Vignae*. *Journ. of Agric. Res.*, 42, 1931.

— Sex and accessory cell fusions in the Uredineae. *Journ. Wash. Ac. of Sc.*, 23, 1933.

ARNAUD (E.). — Les « boucles mycéliennes » des Eumycètes et la phylogénie des Urédinées. *Bull. Soc. Myc. Fr.*, 67, 1951.

ARNAUD (M. G.). — La mitose chez *Capnodium meridionale* et chez *Coleosporium Senecionis*. *Bull. Soc. Myc. Fr.*, 29, 1913.

ARTHUR (J. C.). — Terminology of the spore-structure in the Uredinales. *Bot. Gaz.*, 39, 1905.

Source : MNHN, Paris

— A *Gymnosporangium* with repeated spores. *Journ. of Bot.*, 3, 1916.

ASHWORTH (Dorothy). — *Puccinia malvacearum* in monosporidial culture. *Trans. Brit. Myc. Soc.*, 16, 1931.

— The receptive hyphae of the Rust fungi. *Ann. Bot.*, 49, 1934.

— Development and cytology of the Uredo- and teleutosorus in *Coleosporium tussilaginis*. *La Cellule*, 43, 1934.

— An experimental and cytological study of the life history in *Endophyllum sempervivi*. *Trans. Brit. Myc. Soc.*, 19, 1935.

BAILEY (M. A.). — *Puccinia malvacearum* and the mycoplasm theory. *Ann. Bot.*, 34, 1920.

BARY (A. DE). — Untersuchungen über die Uredineen. *Mon Ber. d. Akad. Wiss.*, Berlin, 1865.

— Neue Untersuchungen über die Uredineen, insbesondere die Entwickelung der *Puccinia graminis* und den Zusammenhang derselben mit *Aecidium Berberidis*. *Ibid.*, 1866.

BEAUVERIE (A.). — La signification des corpuscules métachromatiques dans les cellules de céréales infestées par la rouille. *C. R. Soc. de Biol.*, 1911.

— L'hypothèse du mycoplasma et les corpuscules métachromatiques. *C. R. Acad. Sc.*, 152, 1911.

— Sur la germination des urédospores des Rouilles. *Ibid.*, 179, 1924.

— Sur les bases cytologiques de la théorie du mycoplasme. *Rev. Pathol. végét. et Ent. Agric.*, 13, 1926.

BERLINER (Martha). — A study of meiosis and the effects of certain antibiotics upon meiosis in *Gymnosporangium*. *Thesis, Columbia Univ.*, 1953.

BERLINER (Martha) and OLIVE (L. S.). — Meiosis and cytological effects of certain antibiotics in *Gymnosporangium Claviceps*. *Science*, 117, 1953.

BLACKMAN (V. H.). — On the conditions of teleutospore germination and of sporidia formation in the Uredineae. *New Phytol.*, 1903.

— On the fertilisation, Alternation of generations and general cytology of the Uredineae. *Ann. Bot.*, 18, 1904.

BLACKMAN (V. H.) et FRASER (Miss H. C. I.). — Further studies on the sexuality of the Uredineae. *Ann. of Bot.*, 20, 1906.

BRIDGMON (G. H.). — Production of new races of *Puccinia graminis* var. *tritici* by vegetative fusion. *Phytopath. U.S.A.*, 49, 1950.

BROWN (A. M.). — Diploidisation of haploid by diploid mycelium of *Puccinia Helianthi* Schw. *Nature*, 130, 1932.

— A study of coalescing haploid pustules in *Puccinia Helianthi* Schw. *Phytopath.*, 25, 1935.

BROWN (A. M.). — The sexual behaviour of several plant rust. *Canadian Journ. Res.*, 8, 1940.

Source : MNHN, Paris

BUCHHEIM (A.). — Zur Biologie von *Uromyces Pisi* (Pers.) Winter. *Centrbl. f. Bakt., Abt. 2*, 1922.

BULLER (A. H. R.). — Fusions between flexuosus hyphae and pycnidiospores in *Puccinia graminis*. *Nature*, 141, 1938.

— The flexuous hyphae of *Puccinia graminis* and other rust fungi. *Intern. Congr. of Microbiol. New York*, 1939.

BURGES (A.). — Studies on the genus *Uromycladium*. Notes on the dikaryon stage of *Uromycladium tapperianum*. *Proc. Linnean Soc. New Soc. Wales*, 60, 1935.

CALLEN (E. O.). — Examination of *Aecidium leucospermum* DC. from Scotland. *Trans. Brit. Myc. Soc.*, 24, 1940.

CARLETON (M. A.). — Studies in the Biology of the Uredineae. Notes on germination. *Bot. Gaz.*, 18, 1893.

CHABROLIN (Ch.) — Le cycle évolutif des Urédinées. Revue des Travaux sur l'hétérothallisme des Urédinées. *Ann. Serv. Bot. et agron. Tunisie*, II, 1935.

CHADEFAUD (M.). — Traité de Botanique systématique. 1 vol. Les végétaux non vasculaires. Cryptogamie. *Masson Edit.*, 1960.

CHRISTMAN (A. H.). — Sexual reproduction in the rusts. *Bot. Gaz.*, 39, 1905.

— The alternation of generations and the morphology of the spore-forms in Rusts. *Ibid.*, 44, 1907.

— The nature and development of the primary uredospore. *Trans. of the Wisc. Ac. of Sc. Arts a. Let.*, 15, 1907.

CORNU (M.). — Où doit-on chercher les organes fécondateurs chez les Urédinées et Ustilaginées? *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 23, 1876.

CRAIGIE (J. H.). — The liberation, germination and vitality of the aeciospores of *Puccinia graminis* Pers. *Thesis Univ. of Minos.*, 1925.

— Discovery of the function of the pycnia of the rust fungi. *Nature*, 20, 1927.

— On the occurence of pycnia and aecia in certain rust fungi. *Phytopath.*, 18, 1928.

— An experimental investigation of sex in the rust fungi. *Ibid.*, 21, 1931.

— Union of pycniospores and haploïd hyphae in *Puccinia Helianthi* Schw. *Nature*, 131, 1933.

— Heterothallism in the rust fungi and its significance. *Trans. Roy. Soc. Canada*, 36, 1942.

CRISTOPOULOS (P. D.). — Production of teliospores and uredospores of *Puccinia graminis* on *Berberis cretica* in nature. *Mycologia*, 39, 1947.

CUMMINS (G. B.). — Heterothallism in corn rust and effect of filtering the pycnial exudate. *Nature*, 131, 1931.

DANDENO (J. B.). — The life history of *Puccinia malvacearum*. *Ann. Rpt. Michigan Acad. Sc.*, 9, 1907.

Source : MNHN, Paris

DANGEARD (P.-A.) et SAPPIN-TROUFFY (P.). — Recherches histobiologiques sur les Urédinées. *Le Botaniste*, 3e sér., 1893.

DIETEL (P.). — Ueber zwei Abweichungen von typischen Generationswechsel der Rostpilze. *Zeitsch. f. Pflanzenkrankl.*, 1893.

— Ueber die Rostpilze mit wiederholter Aecidium. *Flora*, 81, 1895.

— Ueber die Arten der Gattung *Phragmidium*. *Hedw.*, 44, 1905.

— Versuche über die Keimungsbedingungen der Teleutosporen einiger Uredineen. *Centr. f. Bakt.*, 42, 1911.

— Ueber die Aecidiumform von *Uromyces genistae-tinctoriae*. *Ann. Mycol.*, 1919-1920.

— *In* ENGLER und PRANTL. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 6, 1928.

— Teleutosporen einiger Arten auf *Euphorbia cyparissias*. *Ann. Mycol.*, 1936.

DITTSCHLAG (E.). — Zur Kenntniss der Kernverhältnisse von *Puccinia fulcariae*. *Centr. Bakt., Abt.* 2, 28, 1910.

DODGE (B. O.). — Studies in the genus *Gymnosporangium*. I. Notes on the distribution of the mycelium, buffer-cells, and the germination of the aecidiospores. *Mem. Brook. Bot. Gard.*, I, 1918.

— Systematic infections of *Rubus* with the orange rusts. *Journ. of Agric. Res.*, 25, 1923.

— Uninucleated aecidiospores in *Coeoma nitens* and associated phenomens. *Ibid.*, 28, 1924.

— Cytological evidence bearing on the sexuality and origin of life cycles in the Uredineae. *Proc. Int. Congr. Sci. Ithaca NY*, 1926.

DODGE (B. O.) and GAISER (L. O.). — The question of nuclear fusions in the blackberry rust, *Coeoma nitens*. *Journ. Agric. Res.*, 32, 1926.

DUCOMET (V.) et FOËX (E.). — Introduction à une étude agronomique des Rouilles des Céréales. *Ann. Epiphyt.*, 12, 1925.

ERIKSSON (J.). — Ueber die Mykoplasmatheorie, ihre Geschichte und ihren Tagesstand. *Biol. Centrbl.*, 30, 1910.

— Sur l'hibernation du *Puccinia Ribis* DC. à l'état végétatif dans les bourgeons d'hiver de la plante hospitalière. *C. R. Acad. Sc.*, 190, 1930.

FISCHER (E.). — Die Uredo- und Teleutosporengeneration von *Aecidium elatinum*. *Ber. d. d. bot. Ges.*, 19, 1901.

FLOR (H. H.). — Inheritance of pathogenicity of *Melampsora Lini*. *Phytopath.*, 32, 1942.

FORT (Margaret). — A study of *Uromyces scirpi* Burr. *The Brit. Myc. Soc. Trans.*, 24, 1940.

FROMME (F. D.). — Sexual fusions and spore development of the flax rust. *Bull. Torrey Bot. Club*, 39, 1912.

— The morphology and cytology of the *Aecidium*. *Bot. Gaz.*, 58, 1914.

Source : MNHN, Paris

GÄUMANN (E.). — Ueber die Biologie des *Uromyces rumicis*. I. *Ann. Mycol.*, 1931.

— Zur Kenntniss des *Uromyces fabae* (Pers.) de By. Ueber den Formenkreis der *Puccinia persistans* Plowright. *Ber. d. d. bot. Gesel.*, 1936.

GUYOT (A. L.). — Les Urédinées ou Rouilles des végétaux. *Uromyces*. I, 1938, II, 1951, *Paul Lechevalier Edit., Paris.*

— Uredineana. Recueil d'études systématiques et biologiques sur les Urédinées du globe. III, Paris, 1951, *Paul Lechevalier, Edit.*

HANNA (W. F.). — Nuclear association in the *aecium* of *Puccinia graminis*. *Nature*, 124, 1929.

HART (H.). — Factors affecting the development of Flax rust, *Melampsora Lini* (Pers.) Lev., *Phytopath*, 16, 1926.

HEIM (Mme P.). — Observations sur le noyau des Basidiomycètes. *Rev. de Mycol.*, 19, 1954.

— Observations sur l'évolution nucléaire des Ustilaginées. *Ibid.*, 27, 1962.

— Remarques sur l'évolution nucléaire dans les organes de fructification des Urédinées. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, 258, 1964.

HERMANSEN (J.-E.). — Split pycnial lesions of *Puccinia graminis*. A study of spreading pycnospores including spores from pycnia of different color. *Friesia, Danem.*, 6, 1958.

HOFFMANN (A. W.). — Zur Entwicklungsgeschichte von *Endophyllum Sempervivi*. *Centr. f. Bakt.*, 32, 1912.

HOLDEN (R. J.) and HARPER (R. A.). — Nuclear division and nuclear fusion in *Coleosporium Sonchi-arvensis* Lév. *Trans. Wiss. Acad. Sc.*, 14, 1903.

HOTSON (H. H.) and CUTTER (V. M.). — The isolation and culture of *Gymnosporangium juniperi-virginianae* Schw. upon artificial media. *Proc. Nat. Acad. Sc. Wash.*, 37, 1951.

HUNTER (L. M.). — Morphology and ontogeny of the *Spermogonia* of the Melampsoraceae. *Journ. Arn. Arboretum*, 17, 1936.

JACKSON (H. S.). — Present evolutionary tendencies and the origin of life cycles in the Uredinales. *Mem. Torrey Bot. Club*, 18, 1931.

JOHNSON (T.) et NEWTON (Margaret). — Crossing and selfing studies with physiological races out stem rust (*Puccinia graminis-avenae*). *Canad. Journ. Res.*, 18, 1940.

— Mendelian inheritance of certain pathogenic characters of *Puccinia graminis-tritici*. *Ibid.*

JOHNSON (T.) et NEWTON (Margaret). — The inheritance of a mutant character in *Puccinia graminis tritici*. *Ibid.*, 21, 1943.

JUEL (H. O.). — Die Kernteilungen in den Basidien und die Phylogenie der Basidiomyceten. *Jahr. für wiss. Bot.*, 32, 1898.

KAWAMURAT (E.). — On the function of spermatia of *Gymnosporangium Haroeanum* Syd. *Bull. Agr. a. Hort.*, 9, 1934.

Source : MNHN, Paris

KERN (T. D.). — A biologic and taxonomic study of Genus *Gymnosporangium*. *Bull. New York Bot. Garden*, 7, 1911.

KLEBAHN (H.). — Kulturversuche mit heteroischen Uredineen. *Zeitschr. f. Pflanzenkr.*, 1892-1899.

KUNKEL (O.). — Production of a promycelium by the aecidiospores of *Coeoma nitens*. *Bull. Torrey Bot. Club*, 40, 1913.

— Nuclear behaviour in the promycelia of *Coeoma nitens* Burr. and *Puccinia Peckiana* Howe. *Amer. Journ. of Bot.*, 1, 1914.

KURSANOV (L.). — Recherches morphologiques et cytologiques sur les Urédinées. *Bull. Soc. Nat.*, N. S., Moscou, 31, 1922.

— Sur la morphologie des Urédinées. *Trav. Sect. Mycol. et Phytopath. Soc. Bot. Russie*, 1923.

LAMB (J.-M.). — On the morphology and cytology of *Puccinia Prostii* Mouq., a micro-form with pycnidia. *Trans. Roy. Soc. Edinb.*, 58, 1934.

— The initiation of the dikaryophase in *Puccinia Phragmitis* (Schum.) Korn. *Ann. of Bot.*, 49, 1935.

LINDFORS (T.). — Studien über den Entwicklungsverlauf bei einigen Rostpilzen aus zytologischen und anatomischen Gesichtpunkten. *Svensk Bot. Tidskr.*, 18, 1924.

LIOU TCHEN NGO. — Sur deux *Endophyllum* et un *Aecidium* nouveaux. *Bull. Soc. Mycol. Fr.*, 45, 1929.

MAGNUS (P.). — Beitrag zur Kenntniss der *Melampsorella caryophyllacearum* (DC.) Schrod. *Ber. d. d. bot. Gesell.*, 17, 1899.

MAIRE (R.). — Sur les phénomènes cytologiques précédant et accompagnant la formation de la téleutospore chez le *Puccinia liliacearum* Duby. *C. R. Acad. Sc.*, 129, 1899.

— L'évolution nucléaire chez les *Endophyllum*. *J. de Bot.*, 14, 1900.

— L'évolution nucléaire chez les Urédinées. *C. R. Congr. Intern. Bot. Expos. Univ. Paris*, 1900.

— La Biologie des Urédinales (Etat actuel de la question). *Prog. rei bot.*, 4, 1911.

MAJOR (E.). — A propos d'un *Peronospora* sur *Myagrum perfoliatum* L. et d'un *Puccinia* sur *Senecio vulgaris L. Bull. Soc. Bot. Suisse*, 72, 1962.

MARESQUELLE (H. J.). — Etudes sur le parasitisme des Urédinées. *Thèse Sc. Paris*, 1929.

MC GINNIS (R. C.). — Cytological studies of chromosomes of rust fungi. The relationship of chromosome number to sexuality in *Puccinia*. *J. Hered., U.S.A.*, 47, 1956.

MONTANT (C.). — Cycle d'*Endophyllum Euphorbiae characialis* et morphoses provoquées par ce parasite sur son hôte. *Rev. Soc. Biol. Fr.*, 148, 1954.

MOREAU (F.). — Le centrosome chez les Urédinées. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 60, 1913.

Source : MNHN, Paris

— La mitose hétérotypique chez les Urédinées. *Ibid.*, 61, 1914.

— La mitose homéotypique chez les *Coleosporium Senecionis*. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 61, 1914.

— Sur le prétendu trichogyne des Urédinées. *Bull. Soc. Mycol. Fr.*, 30, 1914.

— Une anomalie dans l'histoire nucléaire des spores de l'*Endophyllum Sempervivi* Lév. *Ibid.*, 35-36, 1919-1920.

— Les Champignons, I. *Encyclopéd. Mycol.*, 22, 1953.

— *Idem*, II. *Ibid.*, 1954.

— Les tendances actuelles de la systématique des Champignons. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 101, 1954.

— Les progrès récents de la cytologie des Champignons en microscopie usuelle et en microscopie corpusculaire. Cytologie des Champignons. *Ibid.*, 105, 1958.

MOREAU (Mme F.). — Sur l'existence d'une forme écidienne uninucléée. *Bull. Soc. Mycol. Fr.*, 29, 1913.

— Les phénomènes de la sexualité chez les Urédinées. *Thèse Sc., Paris*, 1914 et *Le Botaniste*, 131, 1914.

— Note sur la variété uninucléée de l'*Endophyllum Euphorbiae* (DC.) Winter. *Soc. Mycol. Fr.*, 31, 1915.

MOREAU (F.) et MOREAU (Mme F.). — Observations sur des *Anemone nemorosa* L., parasités par des Urédinées. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 62, 1916.

— L'évolution nucléaire chez l'*Endophyllum Sempervivi* Lév. *Bull. Soc. Mycol. Fr.*, 33, 1918.

MOSS (E. H.). — The uredo stage of the *Pucciniastreae*. *Ann. Bot.*, 1926.

— The Uredinia of *Melampsora* and *Coleosporium*. *Mycologia*, 21, 1929.

MÜLLER (W.). — Zur Kenntniss der *Euphorbia* bewohnenden Melampsoren. *Centrbl. f. Bakt., Abt. 2*, 19, 1907.

NEUMANN (R.). — Ueber die Entwicklungsgeschichte der Aecidien und Spermogonien der Uredineen. *Hedwigia*, 33, 1894.

NEWTON (Margaret), JOHNSON (T.) and BROWN (A. M.). — A study of the inheritance of spore color and pathogenicity in crosses between physiologic forms of *Puccinia graminis-tritici*. *Sci. Agr.*, 10, 1930.

— A preliminary study on the hybridization of physiologic forms of *Puccinia graminis-triticis*. *Ibid.*

NEWTON (Margaret) et JOHNSON (T.). — Production of uredia and telia of *Puccinia graminis* on *Berberis vulgaris*. *Nature*, 139, 1937.

OLIVE (E. W.). — Sexual cell fusions and vegetative nuclear divisions in the rusts. *Ann. of Bot.*, 22, 1908.

— Nuclear conditions in certain short-cycled rusts. *Science*, 33, 1911.

OLIVE (L. S.). — The germination and staining of basidia in *Gymnosporangium*. *Stain Technology*, 16, 1941.

Source : MNHN, Paris

— Nuclear phenomena involved at meiosis in *Coleosporium helianthii*. *Journ. Elisha Mitchell Sci. Soc.*, 58, 1942.

— Morphology, cytology and parasitism of *Thekopsora hydrangea*. *Ibid.*, 59, 1943.

— Spermatial formation in *Gymnosporangium claviceps*. *Mycologia*, 36, 1944.

— Cytology of teliospores, basidia, and basidiospores of *Sphenospora Kevorkianii* Linder. *Ibid.*, 39, 1947.

— Karyogamy and meiosis in the rust *Coleosporium vernoniae*. *Amer. Journ. Bot.*, 36, 1949.

— A cytological study of typical and atypical basidiae development in *Gymnosporangium claviceps*. *Mycologia*, 41, 1949.

— The structure and Behavior of Fungus Nuclei. *The Botanical Review*, 19, 1953.

PADY (S. M.). — Teliospore development in the Pucciniastreae. *Can. Journ. Res.*, 9, 1933.

— A cytological study of the development and germination of the teliospores of *Hyalopsora aspidiotus* (PK.) Magn. *Ann. of Bot.*, 49, 1935.

— Aeciospore infection in *Gymnoconia interstitialis* by penetration of the cuticle. *Phytopath.*, 25, 1935.

— The role of intracellular mycelium in systemic infections of *Rubus* with the orange rust. *Mycologia*, 27, 1935.

— Preliminary observations on the aecial hosts of *Melampsorella*. *Trans. Kans. Acad. Sci.*, 43, 1940.

— Further notes on the witchesbrooms and substomatal pycnia of *Melampsorella*. *Ibid.*, 44, 1941.

— The development and germination of the intra-epidermal teliospores of *Melampsorella Cerastii*. *Mycologia*, 38, 1946.

PAVILLARD (J.). — Remarques sur l'évolution des Urédinées. *Bull. Soc. Mycol. Fr.*, 28, 1912.

PAYAK (M. M.). — On the existence of endocondition in *Uromyces hobsoni* Vize. *La Cellule*, 56, 1953.

— Nucleolar chromosome in the rust fungus *Scopella gentilis*. *Science*, U.S.A., 127, 1958.

PATRAK (F.). — Beiträge zur Kenntnis der auf *Crucianella* vorkommenden Arten der Gattung *Puccinia*. *Sydowia*, 11, 1958.

PIERSON (R. K.). — Fusion of pycniospores with filamentous hyphae in the pycnium of the white pine blister rust. *Natur.*, 131, 1933.

PLOWRIGHT (C. B.). — A monography of the British Uredineae and Ustilagineae. London, 1889.

POIRAULT (G.) et RACIBORSKI (M.). — Sur les noyaux des Urédinées. *Journ. de Bot.*, 9, 1895.

RAMSBOTTOM (J.). — Some recent work on the cytology of Fungus reproduction. *Mycol. Centrbl.*, 1, 1912.

Source : MNHN, Paris

RICE (Mabel A.). — Internal sori of *Puccinia Sorghi*. *Bull. Torrey bot. Club*, 51, 1924.

— The haustoria of certain rusts and the relation between host and pathogens. *Ibid.*, 54, 1927.

— Reproduction in the rusts. *Ibid.*, 60, 1933.

RICHARDS (H. M.). — On some points in the development of Aecidia. *Proc. Amer. Acad. of Arts and Sci.*, 31, 1896.

ROBINSON (W.). — On some relations between *Puccinia malvacearum* Mont. and the tissues of its host plant (*Althea rosea*). *Mem. and Proc. Manchester Lit. and Phil. Soc.*, 57, 1913.

RODENHISER (H. A.) et HURD-KARRER (M.). — Evidence of fusion bodies from urediospore germ tub of cereal rusts on nutrient-solution agar. *Phytopath.*, 37, 1947.

ROGER (L.). — Phytopathologie des pays chauds. *Encycl. Mycol.*, I, 1951, *Paul Lechevalier, Edit.*

SANWAL (B. D.). — The development of the basidium in *Coleosporium sidae*. *Bull. Torrey bot. Club*, 80, 1953.

SAPPIN-TROUFFY (P.). — La pseudofécondation chez les Urédinées. *Le Botaniste*, 3e sér., 1892.

— Les suçoirs chez les Urédinées. *Ibid.*

— Recherches histologiques sur la famille des Urédinées. *Ibid.*, 5e sér., 1896.

— Sur la signification de la fécondation chez les Urédinées. *Ibid.*

SAVILE (D. B. O.). — Nuclear structure and behavior in species of the Uredinales. *Amer. Journ. Bot.*, 26, 1939.

— Cellular mechanics, taxonomy and evolution in Uredinales and Ustilaginales. *Mycologia*, U.S.A., 6, 1954.

SAVULESCU (T. et O.). — Beitrag zur Kenntniss der Uredineen Rumäniens. *Ann. Mycol.*, 35, 1937.

SOONG (Tuh-Faung). — Beitrag zur Cytologie der Uredinee *Ochrospora Sorbi* Diet. *Flora*, 133, 1939.

STAKMAN (E. C.). — Plant diseases are shifty enemies. *Science in Progress*, 5, 1947.

STAKMAN (E. C.), LEVINE (U. U.) and COTTER (R. U.). — Origin of physiologic forms of *Puccinia graminis* through hybridization and mutation. *Sci. Agr.*, 10, 1930.

STEVENS (Edith). — Cytological features of the life history of *Gymnosporangium juniperi-virginianae*. *Bot. Gaz.*, 89, 1930.

STRELIN (S.). — Beiträge zur Biologie und Morphologie der *Kuehneola albida* (Kühn) Magnus und *Uredo Mülleri* Schroet. *Mycol. Centrbl.*, 1, 1912.

THIRUMALACHAR (M. J.). — Development of spore forms and the nuclear cycle in the autoecius opsis rust, *Cystopsora oleae*. *Bot. Gaz.*, 107, 1945.

— A cytological study of *Uromyces aloës*. *Ibid.*, 108, 1946.

Source : MNHN, Paris

THIRUMALACHAR (M. J.) and NARASIMHAN (N. J.). — Cytology and life history of a bisporidiae *Endophyllum*. *New Phythol.*, 49, 1950.

VIENNOT-BOURGIN (G.). — Les déformations parasitaires provoquées par les Urédinées. *Rev. Path. vég. et Ent. agric.*, 1937.

— La Rouille jaune des Graminées. *Ann. Ec. Agric. Grignon*, sér. 3, 1940-1941.

— Les Champignons parasites des Plantes cultivées. *Masson, Edit., Paris*, 1949.

VOSS (W.). — Ueber Schnallen und Fusionen bei den Uredineen. *Ber. d. d. bot. Ges.*, 21, 1903.

VUILLEMIN (P.). — La Biologie des Urédinales. *Progres. Rei Bot.*, 1910.

— L'évolution sexuelle chez les Champignons. *Rev. gén. des Sc.*, 1910.

WALKER (R. J.). — Cytological studies of some of the short cycled rusts. *Wisc. Acad. Sc. Arts and Let.*, 23, 1927.

WANG (Y.) et MARTENS (P.). — Sur l'origine de la dicaryophase chez quelques Urédinées. *La Cellule*, 48, 1939.

WARD (H. M.). — Researches on the life-history of *Hemileia vastatrix*. *Journ. Linn. Soc.*, 19, 1882.

WATERHOUSE (W. L.). — Studies in the physiology of parasitism. VII. Infection of *Berberis vulgaris* by sporidium of *Puccinia graminis*. *Ann. Bot.*, 1921.

WELSFORD (E. J.). — Nuclear migration in *Phragmidium violaceum*. *Ann. of Bot.*, 29, 1915.

WERTH (E.). — Zur Kenntnis des Sempervivum Rostes. *Centrbl. f. Bakt., Abt.* 2, 36, 1915.

WERTH (E.) and LUDWIGS (K.). — Zur Sporenbildung bei Rost und Brandpilzen. *Ber. d. d. bot. Ges.*, 30, 1912.

Source : MNHN, Paris

Légendes des Planches

PLANCHE II

Fig. 1. — *Hemileia dioscoreae*. Structure du noyau de la téleutospore.
Fig. 2 et 36. — *Puccinia malvacearum*. 2, le noyau de la téleutospore; 36, filaments d'aspect spermogonial dans une cavité interne.
Fig. 3. — *Tranzschelia fusca*. Structure des noyaux de l'urédospore.
Fig. 4 et 32. — *Triphragmium ulmariae*. 4, le noyau de la téleutospore; 32, division nucléaire dans une loge.
Fig. 5. — *Hemileia vastatrix*. Structure des noyaux dans la téleutospore.
Fig. 6, 9, 10, 11, 33, 34, 35 et 38. — *Gymnosporangium clavariaeforme*. 6, noyaux de la téleutospore; 9, noyaux en prophase, cellule-mère de la téleutospore; 10, filaments chromatiques doubles de la prophase méiotique; 11, anaphase de la première division du noyau de fusion, on compte 8 chromosomes dans chaque lot; 33, cellule-mère de l'urédospore avec quatre noyaux dont deux en dégénérescence; 34, éléments uninucléés; 35, filaments fins occupant l'emplament d'une loge; 38, divers stades de l'évolution de jeunes filaments.
Fig. 7 et 29. — *Uromyces Hellerianus*. 7, noyaux de la téleutospore.
Fig. 8. — *Puccinia smyrnii*. Aspects des noyaux dans l'aecidiospore et la cellule intercalaire.
Fig. 12, 14-22 et 39. — *Puccinia arenariae*. 12, télophase de la 2e division méiotique; 14, les deux loges de la téleutospore sont remplacées par les sporidies, délimitées par la condensation du cytoplasme autour des 4 noyaux-fils issus de la deuxième division du noyau de fécondation; 15 à 22, divisions dans divers groupes de sporidies; 39, filaments spermogoniaux.
Fig. 13. — *Uromyces ficariae*, noyaux issus de la 3e division du noyau de fusion.
Fig. 23-28. — *Cronartium flaccidum*. 23, les quatre cellules de la téleutospore, en germant, donnent un stérigmate qui se dilate à son extrémité en une vésicule dans laquelle passent le cytoplasme et les deux noyaux; 24, sporidie; 25, urédospore, noyaux en dégénérescence; 26, trois stades des sporidies, binucléées, uninucléées après la fusion de deux noyaux et deux autres montrant de nombreuses divisions; 27, divisions dans plusieurs sporidies, plus bas des éléments uni- et binucléés; 28, ces éléments remplacent complètement les sporidies; 29, 2e division du noyau de fusion.
Fig. 30 et 31. — *Uromyces Pisi*. 30, îlots de filaments spermogoniaux; 31, ces filaments, à articles binucléés, à la surface de la feuille.
Fig. 37. — *Ravenelia zygiae*. Eléments uninucléés.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE III

Fig. 1. — *Puccinia bromini*. Noyaux de la téleutospore.
Fig. 2. — *Uromyces ficariae*. Idem.
Fig. 3. — *Hemileia dioscoreae*. Noyaux en prophase dans la cellule-mère de la téleutospore. On compte 8 filaments chromatiques.
Fig. 4-6 et 14. — *Uromyces betae*. Cellules de la base de l'aecidiospore. On remarque la présence d'un noyau plus petit et très chromatique; en 14, filament spermogonial avec des articles binucléés.
Fig. 7, 8 et 15. — *Uromyces limoni*. 7 et 8, divers aspects des noyaux dans les cellules basales des aecidiospores; 15, filament spermogonial.
Fig. 9 et 10. — *Puccinia vincae*. Cellule basale des aecidiospores et dans une très jeune spermogonie.
Fig. 11. — *Puccinia Kraussiana*. Prophase dans les cellules-mères de la téleutospore. On compte 8 filaments chromosomiques de diverses tailles.
Fig. 12. — *Puccinia smyrnii*. 12, extrémité des filaments spermogoniaux, toujours deux noyaux par article.
Fig. 13 et 40. — *Puccinia Terrieriana*. 13, jeune filament mycélien inter-cellulaire; 40, division dans un jeune filament de l'aecidie.
Fig. 16. — *Uromyces cristulatus*. Filaments spermogoniaux.
Fig. 17 et 18. — *Puccinia umbilici*. 17, jeune téleutospore; 18, divisions dans de jeunes articles mycéliens.
Fig. 19, 20 et 31. — *Puccinia malvacearum*. 19, dessin schématique montrant une cavité à l'intérieur du tissu remplie d'îlots de filaments très fins, binucléés, qui occupent l'emplacement des téleutospores; 20, quatre sporidies; 31, éléments uni- et binucléés dans une cavité. On voit autour des débris de membranes de téleutospores.
Fig. 21. — *Uromyces caryophyllinus*. Aecidiospore en germination.
Fig. 22. — *Puccinia arenariae*. Anaphase dans une loge.
Fig. 23 et 37. — *Uromyces Hellerianus*. 23, télophases dans une loge; 37, loges renfermant un nombre varié de noyaux.
Fig. 24 et 25. — *Puccinia adoxae*. 24, nombre varié de noyaux dans chaque sporidie; 25, trois segments dont un à deux noyaux, dans une loge, la délimitation cytoplasmique est retardée.
Fig. 26. — *Puccinia dracunculina*. Prophases dans une cellule-mère de téleutospore. On compte 6 filaments chromosomiques.
Fig. 27-30 et 38. — *Cronartium flaccidum*. 27 et 28, les quatre loges de la téleutospore envoient un prolongement qui, se déchirant, permettra au contenu de la cellule, cytoplasme et les deux noyaux, de se libérer de son enveloppe; 29, trois cellules libérées; 30, urédospores avec 4 noyaux dont deux sont entourés d'une auréole; 38, noyau de fusion et divisions dans les sporidies.
Fig. 32. — *Kuehneola albida*. Eléments uni- et binucléés dans les quatre loges de la téleutospore, dont les membranes, désorganisées, figurent autour.
Fig. 33 et 34. — *Hemileia Scholzi*. 33, divisions dans les sporidies; 34, éléments uninucléés.
Fig. 35 et 36. — *Uraecium africanum*. 35, nombreux noyaux dans une téleutospore dont quelques débris membraneux persistent encore; 36, éléments uninucléés et binucléés.
Fig. 39. — *Puccinia graminis*. Filament spermogonial.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE IV

Fig. 1-4. — *Triphragmium ulmariae*. 1, jeune téleutospore avec six noyaux qui se répartiront par deux, dans trois loges; 2, loges plurinucléées; 3, de nombreux noyaux dans une loge autour, les restes de la membrane de la téleutospore, on remarque un appariement des noyaux; 4, première prophase à 8 chromosomes et, dans une autre loge, l'anaphase.

Fig. 6-16. — *Phragmidium tuberculatum*. 6, jeune téleutospore à huit noyaux; 7, téleutospore à quatre loges binucléées; 8, jeune téleutospore à seize noyaux; 9, téleutospore à huit loges binucléées; 10, anaphase dans une loge; 11, 2e prophase; 12, anaphase de la 2e division; 13, quatre sporidies; 14, loges à nombreux noyaux, autour, des tubes stériles, disloqués; 15, aspect d'une colonnette à téleutospores en germination, les loges sont remplacées par des éléments à deux ou quatre noyaux et, dans d'autres, des divisions. On voit deux petits noyaux dans un tube protecteur; 16, divisions dans des jeunes filaments d'un sore.

Fig. 17-25. — *Gymnosporangium clavariaeforme*. 17, fin de la première prophase; 18, fin d'anaphase, chromosomes retardataires; 19, noyaux-fils de la première division; 20, idem. de la 2e division; 21, idem de la 3e division; 22 et 23, divisions dans les sporidies; 24, quatre sporidies tétranucléées; 25, cavité remplie d'éléments uni- et binucléés.

Fig. 26, 33 et 34. — *Endophyllum sempervivum*. 26, évolution des filaments dans un sore de téleutospores; 33, faisceaux de filaments spermogoniaux sous la cuticule; 34, téleutospore et cellule-mère.

Fig. 27 et 32. — *Melampsora Rostrupii*. 27, structure des noyaux de l'urédospore; 32, filaments spermogoniaux.

Fig. 28. — *Coleosporium melampyri*. Noyaux dans une loge de la téleutospore.

Fig. 5 et 29. — *Cronartium flaccidum*. Division des noyaux dans les sporidies.

Fig. 30 et 31. — *Gymnosporangium paraphysatum*. 30, mycélium; 31, huit éléments uninucléés.

Source : MNHN, Paris

L'influence du mildiou Peronospora tabacina Adam sur le tabac testée au stade cotylédon

Par André RACOVITZA (Bucarest).

■

Le test cotylédon, découvert et préconisé par Schiltz et Izard (4, 6), constitue une méthode rapide et précise pour caractériser le degré de susceptibilité du tabac au mildiou. Comme l'exactitude de ce test a été confirmée par les auteurs et tout dernièrement par Pawlik et ses collaborateurs (5), le Groupe de travail Peronospora du Coresta (1) recommande dans sa résolution IV d'indiquer la réaction au test cotylédon pour caractériser les variétés de tabac résistantes au mildiou.

En utilisant ce test pour déterminer la résistance des hybrides de tabac en deuxième et troisième génération, nous avons remarqué que les plantes sensibles, présentant des conidiophores, étaient plus élevées que celles sans conidiophores, considérées comme résistantes.

Etant donné que la plupart des hypocotyles des plantes hybrides apparemment résistantes sont tout de même plus ou moins envahies par le mycélium du Champignon, afin de vérifier notre constatation mentionnée plus haut, nous avons soumis au test cotylédon deux cultures, Ghimpati et Wohlsdorfer Burley, sensibles au mildiou, comparativement et en deux variantes : infectée et non infectée. Ensuite, 6 jours après l'infection, nous avons mesuré la longueur de l'hypocotyle des plantes des deux variantes. Les mensurations de cette expérience sont indiquées dans le tableau 1, d'où il ressort que l'hypocotyle des plantes infectées est nettement plus long que celui des plantes saines.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 1

Variation de la longueur de l'hypocotyle de deux cultures de tabac, sensibles au mildiou, obtenue par le test cotylédon.

Nom de la culture	Variante	n	Variation de la longueur de l'hypocotyle en mm	$X \pm S_X$ mm	σ mm	D mm	Indice S
Shimpati	Infectée	119	5,0...10,0	7,63 ± 0,08	± 0,97	1,84	18
	Non infectée	100	3,8....7,1	5,79 ± 0,06	± 0,68	—	—
	Infectée	86	2,5....6,7	4,56 ± 0,08	± 0,82	0,88	7
Wohlsdorfer Burley	Non infectée	100	1,7....6,2	3,68 ± 0,10	± 1,02	—	—

Par la suite, nous avons examiné trois hybrides, Virginia Resighea 32 × S390/1 F_2, Virginia Resighea 32 × S390/1 F_3 et Hicks résistant × Wohlsdorfer Burley F_3, testés par la même technique en mesurant la longueur de l'hypocotyle, tant chez les plantes sensibles, ayant des conidiophores, que chez les plantes résistantes, sans conidiophores. Les résultats sont indiqués dans le tableau 2, où l'on constate qu'il y a des différences de 1 à 2 mm entre les variantes des trois hybrides, différences qui sont hautement significatives, comme dans le cas des cultures sensibles étudiées plus haut.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 2

Variation de la longueur de l'hypocotyle de trois hybrides de tabac, obtenue par le test cotylédon.

Nom de l'hybride	Susceptibilité des plantes	n	Variation de la longueur de l'hypocotyle en mm	$X \pm S_X$ mm	σ mm	D mm	Indice S
Virginia R 32 × S 390/1 F_2	Sensibles	160	2,5....7,1	4,49 ± 0,06	± 0,88	0,99	13
	Résistantes	230	2,1....5,8	3,50 ± 0,04	± 0,74	—	—
Virginia R 32 × S 390/1 F_3	Sensibles	70	3,8....6,7	5,15 ± 0,07	± 0,64	1,97	22
	Résistantes	100	2,1....5,0	3,18 ± 0,05	± 0,59	—	—
Hicks rez. × W. Burley	Sensibles	84	2,5....6,2	4,29 ± 0,12	± 1,1	1,31	16
	Résistantes	153	1,7....5,8	2,98 ± 0,06	± 0,77	—	—

D'autre part, nous avons mesuré la longueur de la racine, du collet jusqu'à son extrémité chez les plantes sensibles ayant des conidiophores, chez l'hybride Virginia Resighea 32 × S 390/1 F_2, comparativement aux plantes résistantes, sans conidiophores. Les résultats indiqués dans le tableau 3 montrent qu'il n'y a aucune différence entre ces deux variantes.

TABLEAU 3

Variation de la longueur de la racine de l'hybride Virginia Resighea 32 × S 390/1 F_2, obtenue par le test cotylédon.

Susceptibilité des plantes	n	Variation de la longueur des racines, en mm	$X \pm S_X$ mm	σ mm	D mm	Indice S
Sensibles	155	1,7....6,2	4,3 ± 0,77	± 0,96	—	—
Résistantes	165	2,1....7,1	4,8 ± 0,06	± 0,8	0,5	0,6

Source : MNHN, Paris

Ainsi, l'influence du Champignon reste localisée à l'hypocotyle, qui est seul envahi par le mycélium.

Nous avons cherché l'explication de cette croissance anormale de l'hypocotyle. Pour cela, nous avons mesuré la longueur et la largeur des cellules épidermiques situées à environ mi-hauteur de l'hypocotyle de plusieurs plantes testées choisies de même

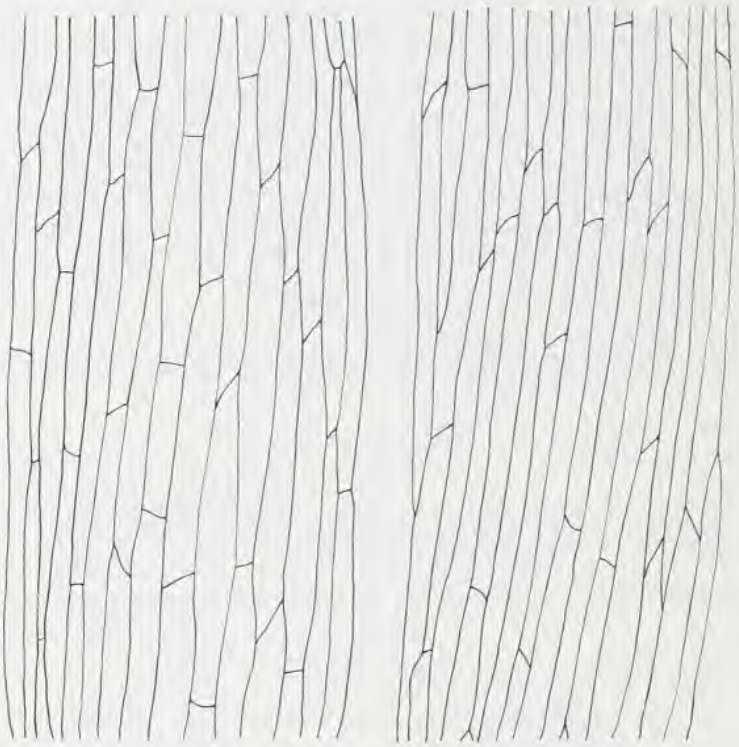


Fig. 1.

grandeur. Ces mensurations ont été effectuées sur l'hybride Virginia Resighea 32 × S 390/1 F_2, ayant des hypocotyles de 3,4 mm et sur la culture Ghimpati, ayant des hypocotyles de 6,4 mm.

Les résultats indiqués dans les tableaux 4 et 5 et la figure 1, montrent que les cellules épidermiques des hypocotyles des plantes hybrides et de la culture sensible sont nettement plus longues; par contre, la largeur de ces cellules n'est pas toujours plus grande.

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 4

Variation de la longueur des cellules épidermiques de l'hypocotyle de deux sortes de tabac, obtenue par le test cotylédon.

Sorte de tabac	Variante	n	Variation de la longueur des cellules en μ	$X \pm S_X$ μ	σ μ	D μ	Indice S
Ghimpati	Infectée	172	282,2...705,5	481,0 ± 7,5	± 99,3	107	11
	Non infectée	164	182,6...581,0	373,7 ± 5,2	± 85,8	—	—
Virginia R × S 390/1 F_2	Sensible (1)	171	16,6...348,6	210,0 ± 4,0	± 52,3	36	7
	Résistante (2)	257	8,3...315,4	174,0 ± 2,6	± 43,0	—	—

TABLEAU 5

Variation de la largeur des cellules épidermiques de l'hypocotyle de deux sortes de tabac, obtenue par le test cotylédon.

Sorte de tabac	Variante	n	Variation de la largeur des cellules en μ	$X \pm S_X$ μ	σ μ	D μ	Indice S
Ghimpati	Infectée	143	16,6....45,0	25,6 ± 0,5	± 6,0	—	—
	Non infectée	171	12,4....49,8	26,4 ± 0,4	± 5,8	0,8	0,1
Virginia R × S 390/1 F_2	Sensible	157	12,5....49,8	30,2 ± 0,5	± 6,97	6,5	11
	Résistante	208	12,5....37,3	23,7 ± 0,3	± 5,22	—	—

(1) Plantes ayant des conidiophores.
(2) Plantes choisies parmi celles sans mycélium dans l'hypocotyle, donc plus ou moins équivalentes à une variante non infectée.

Source : MNHN, Paris

On peut en déduire que la différence de longueur des hypocotyles des plantes infectées est due à un allongement des cellules et non pas à une prolifération du méristème apical. Cet allongement, qui d'après notre appréciation n'est pas limité uniquement aux cellules épidermiques, est vraisemblablement dû à une phytohormone élaborée par le parasite, dont l'identité n'est pas encore établie.

Ainsi, à part cette phytohormone, *Peronospora tabacina* élabore des substances inhibitrices de croissance, ayant peut-être des propriétés toxiques, qui ont été trouvées par IZARD (2), IZARD et CRADOUTEAUD (3) et SHEPHERD et MANDRYK (7) dans les extraits de conidies ou de feuilles attaquées par ce Champignon.

L'identification à venir de toutes ces substances et leur interaction dans le métabolisme de la plante nourricière, pourront peut-être expliquer le mécanisme de la résistance du tabac au mildiou.

BIBLIOGRAPHIE

1. ***. — Nouvelles du CORESTA. *Bull. inform. CORESTA*, 1964, 4, 10.
2. IZARD C. — Sur l'inhibition de croissance provoquée par les extraits de conidies de *Peronospora tabacina* Adam. *C. R. Acad. Sci. Fr.*, 1961, 253, 23, 2756-2758.
3. IZARD C. et CRADOUTEAU J. — Sur les propriétés inhibitrices de croissance et toxiques des extraits de conidies de *Peronospora tabacina* Adam. *C. R. Acad. Sci. Fr.*, 1962, 255, 1773-1774.
4. IZARD C. et SCHILTZ P. — Le test cotylédon : technique et résultats. *Bull. inform. CORESTA*, 1963, 2, 7-10.
5. PAWLIK A., SCHMID K., SPRAU F. et KRAUSS E. — Resistenzprüfung des Tabaks im Keimblattstadium gegen *Peronospora tabacina* Adam. *Zeitschr. Pflanzkrankh. Dtsch.*, 1963, 70-6, 332-339.
6. SCHILTZ P. et IZARD C. — Susceptibilité cotylédonaire et résistance à *Peronospora tabacina* Adam. *C. R. Acad. agric. Fr.*, 1962, 48, 3, 561-564.
7. SHEPHERD C. J. et MANDRYK M. — Auto-inhibiteurs de la germination et de la sporulation chez *Peronospora tabacina* Adam. *Trans. Brit. mycol. Soc.*, 1962, 45, 2, 233-244. Résumé dans *Bull. inform. CORESTA*, 1962, 4, 125.

Source : MNHN, Paris

Notes sur Pseudobaeospora Sing. (1942), excl. Lepiota, sect. Sericellae

Par E. HORAK.

■

Dans le cadre des Marasmioïdées à spores amyloïdes (comprenant aussi selon l'ancienne classification les genres *Fayodia, Baeospora, Hydropus, Mycena* pp. et *Xeromphalina*) Singer (1942) a distingué le nouveau genre *Pseudobaeospora,* qui a été caractérisé spécifiquement par la présence d'une substance amyloïde dans les hyphes de la trame et une structure non pas paradermique, mais plutôt régulièrement parallèle de la cuticule du chapeau. Le type du genre *Baeospora oligophylla* Sing. (1938), récolté dans l'Altaï en Sibérie présentait en outre, comme critères taxinomiques frappants, un pigment violet sur le chapeau, sur les lamelles et le haut du stipe, ainsi que des spores petites, ovoïdes et pseudoamyloïdes, qui soulignaient suffisamment le caractère isolé du genre *Pseudobaeospora.*

Dans le commentaire accompagnant la diagnose de *Baeospora oligophylla* (l'espèce *Pseudobaeospora* n'a été identifiée par Singer qu'en 1942), Singer suppose que *Collybia pillodii* Quél. est peut-être conspécifique avec l'espèce qu'il a décrite en provenance de Sibérie, ce qui ne pouvait être prouvé vu l'absence d'une réaction amyloïde des spores.

Le port grêle de l'espèce et sa présence dans les forêts mélangées de la zone subalpine, qui ont été fort peu prospectées au point de vue mycologique, comme aussi sa ressemblance avec *Hydrocybe bibula* (Quél.) Moser (= *Cortinarius pulchellus* Lange) ou en partie avec *Inocybe geophylla* var. *violacea* Pat. firent que *Collybia pillodii* Quél. ne fut plus retrouvée après sa découverte et ne put plus être étudiée au point de vue systématique. Pour la première fois en 1953, Kühner et Romagnesi (1954) réussirent à la trouver une seconde fois dans la zone européenne, dans les forêts d'épicéas de Savoie (Saint-Bon et

Source : MNHN, Paris

Samoens). Plus tard, Favre (1960) rencontra à plusieurs reprises cette espèce dans les taillis d'aune vert du parc national suisse entre 1 500 et 1 900 m d'altitude. En septembre 1963, l'auteur l'a trouvée en deux endroits dans la zone subalpine en Suisse, dans la vallée de Dischma au-dessus de Davos, en compagnie de *Larix europaea* et d'*Alnus viridis*. Il semble bien qu'ainsi la liste des stations européennes de *Coll. pillodii* Quél. soit épuisée.

En comparant la diagnose établie par Singer (1938) pour *Baeospora oligophylla* ainsi que les descriptions détaillées de Kühner et Romagnesi (1954) avec nos notes et aquarelles, on constate une complète analogie entre les deux espèces, même en ce qui concerne le caractère amyloïde de la trame. Selon les règles de la nomenclature, *Collybia pillodii* 1884 Quél. doit donc figurer comme type de genre pour l'espèce *Pseudobaeospora* Sing. (1942) en lieu et place de *Baeospora oligophylla* (1938).

Sans parler des corrections apportées dans les espèces *Lepiota* [(Sect. Sericellae : L. *cygnea* Lange, *sericifera* (Locqu.) Locqu. et *serena* (Fr.) Sacc.], rangées par Locquin sous le genre *Pseudobaeospora*, il n'y a pas eu dans la période récente une augmentation du genre qui demeure toujours monotype, selon la conception actuelle en systématique.

C'est pour la première fois en Amérique du Sud que, grâce aux études très poussées de Singer (1963), deux espèces nouvelles, se laissant sans peine classer dans le cadre systématique actuel de *Pseudobaeospora* Singer (1962), virent le jour, à savoir : *P. defibulatus* Sing. à une altitude de 900 m dans la zone subtropicale de l'Argentine du nord et *P. syringa* Sing. en compagnie de *Baccharis* à 3 700 m d'altitude au Pérou. L'auteur a trouvé dans la forêt vierge humide du Chili moyen (Prov. d'Osorno) une troisième espèce sud-américaine, dont la description est donnée ci-après sous *P. chilensis*.

Clé pour les espèces connues jusqu'ici de *Pseudobaeospora* Sing. (*Lepiotae sericellae* excl.) :

1 répandue en Eurasie (Altaï et Alpes), sans boucles..... ..... *P. pillodii* (Quél.) Horak n. c. (= *B. oligophylla* Sing. 1938)

1* répandue en Amérique du Sud..... 2
2 sans boucles ..... *P. defibulatus* Sing. (1963)
2* avec boucles 3

Source : MNHN, Paris

3 Spores 2,8-3, 4/2,5-2,8 μ..... *P. chilensis* n. sp.
3* Spores 4-5,5(7)/4-4,2 μ. *P. syringea* (Murr. 1916) Sing.
(non *Lepiota syringea* (Murr. 1916) Sing.,
non *Collybia syringea* Sing. (1955))

Afin de mieux définir l'étendue de l'espèce et la variabilité de *Pseudobaeospora pillodii* (Quél.) *Horak* n. c., nous donnons ci-après une courte description basée sur les champignons récoltés en Suisse (voir Fig. 1, a-c) :

Chapeau : 5-14 mm de largeur, à l'état jeune d'un brun-lilas intense, opaque, se décolorant avec l'âge vers un beige-lilas, non hygrophane, strié en transparence, ou légèrement côtelé membrané; d'abord hémisphérique, puis s'ouvrant radialement, surtout chez les vieux exemplaires; finement inné avec une papille convexe et non pointue, bord devenant tombant avec l'âge et formant un chapeau campanulé.

Lames : 22-32, 13, lilas (brun) sombre, se décolorant en brun avec l'âge; libres ou adnées vers le haut, faiblement ventrues, sortant peu, arête des lames lisse et de même couleur.

Stipe : 30-70/0,5-1 mm, brun-lilas, devenant brun depuis la base avec l'âge; sommet fin, saupoudré d'un blanc floconneux, sinon glabre, hérissé à la base de rhizoïdes mycéliennes serrées et blanches, de forme cylindrique régulière allant en diminuant vers la base, formant en partie racine; fistulé, sans trace de voile.

Odeur : inodore, sentant mauvais à l'état nécrotique.

Sporée : blanche.

Spores : 3,2-4/2,8-3,2 μ, ovoïdes à aplaties, de forme elliptique; lisses, hyalines, pseudoamyloïdes ou pas amyloïdes; à paroi mince, avec apicule hilaire, généralement avec une seule goutte.

Basides : 19-23/6-7 μ, largement claviformes, à 4 stérigmates, hyalines, à paroi mince, souvent aussi à paroi épaissie, remplies de gouttes d'huile, sans boucles.

Poils marginaux : 19-22/6-7 μ, arrondis, claviformes, hyalins, à paroi mince.

Cystides point, arête des lamelles homomorphique.

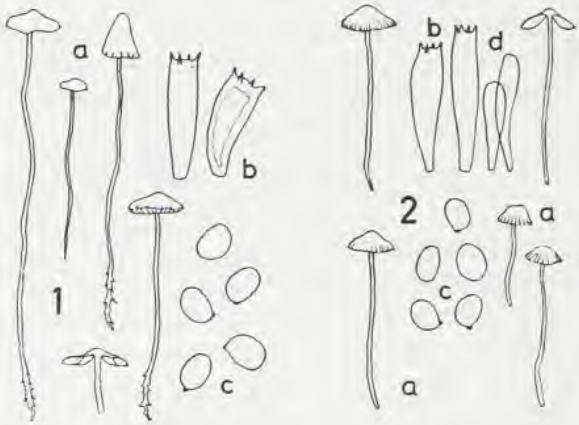
Trame (sous l'hyménium) plus ou moins régulièrement parallèle, hyphes à paroi mince, cylindriques, cloisonnées, sans boucles, surface souvent froissée, non pigmentée, faiblement pseudoamyloïde 3-8 μ.

Source : MNHN, Paris

Hyphes du stipe : longues cellules cylindriques disposées exactement en couches parallèles, incrustées de pigment (épimembranaires), sans boucles, 3-6 μ; d'un brun sombre dans l'eau, fortement pseudoamyloïdes dans le réactif de Melzer.

Chair piléique : couches supérieures composées d'hyphes courtes à allongées, cylindriques, à paroi mince, régulièrement parallèles, cloisonnées sans boucles, sans pigment plasmatique, mais avec pigment dans la membrane, non gélatineuse, 3-6 μ.

Trouvé dans la litière d'aiguilles de *Larix europaea* entre des buissons de *Rhododendron ferrugineum*, sur sol à base de gneiss, 1930 m., Stillbergalp, vallée de Dischma, canton des Grisons, Suisse, 17.IX.1963 (Ex 63/156). — On l'a trouvé également dans le voisinage du lieu décrit ci-dessus, mais sous *Alnus viridis*, 1890 m., 18.IX.1963.



Les deux endroits où nous avons trouvé *Pseudobaeospora* (*pillodii, defibulatus*) nos permettent, du moins pour les espèces sans boucle, de voir plus clair au sujet de leur écologie et de leurs exigences. Les exemplaires examinés par Singer (1938) croissaient parmi des bryophytes sous *Larix* et *Pinus*, à une altitude de 1900 m, dans les « Czuiskie Alpy » (Altaï), ce qui au point de vue altitude et dépendance sociologique correspond bien aux stations suisses. *Pseudobaeospora defibulata* Sing. fut par contre trouvée à une altitude de 900 m environ dans la chaîne préandine de la Sierra d'Aconquija, en Argentine septentrionale, qui traverse une zone étroite d'*Alnus jorullensis* (zone forestière des brouil-

Source : MNHN, Paris

lards). Toutes les stations de *P. pillodii* découvertes par Favre (1960) se trouvaient dans la zone peuplée d'*Alnus viridis* dans la région subalpine. On ne peut encore se prononcer sur l'affinité facultative de *P. pillodii* ou de *P. defibulatus* pour *Larix* ou pour *Alnus*, les stations connues étant trop peu nombreuses. Cette question pourra peut-être être élucidée lors de recherches ultérieures.

Les critères mentionnés par Kühner et Romagnesi (1953) concernant les basides bistérigmates ne sont plus spécifiques et n'ont pas un caractère dominant. On est donc autorisé à les supprimer dans la description. Nous n'avons en effet constaté que des basides à 4 spores.

Pseudobaeospora chilensis n. sp. (Fig. 2 a-c).

Pileo violaceo-lilacino, postice livido-subbrunneo, hemisphaerico vel obtuse conico, haud papillato, margine perlucide striato, radialiter subsericeo, primitius sordide, dein sicco, 6-10 mm lato. Lamellis violaceis, dein sordescentibus (pallide lilaceo-brunneis), tenuibus, subliberis, subventricosis, homomorpheis. Stipite ad apicem lilaceo ad basin paulatinamente obscure brunneo, fragili, sicco, glabro nudoque, cylindraceo-aequali, 15-30/1 mm. Velo nullo. Carne inodora. Sporis 2,8-4,4/2,5-2,8 μ, hyalinis, vix pseudoamyloideis. Cheilo- et Pleurocystidiis nullis. Epicute ex hyphis cylindraceis vel subfusiformis, fibulatis. — Gregatim ad terram inter muscos et Chusquea *spec.* (Graminea) *in silvis frondosis valdivianis, Fucatrihue, Prov. Osorno, Chile, 50 m s.n.m., 22.IV. 1963. Typus (F 10) in herbario Horak conservatur.*

Chapeau 6-10 mm à la base, violet-lilas, se teintant en brunâtre avec l'âge, uniformément coloré à l'état humide, mais faiblement hygrophane, strié jusqu'à la moitié et côtelé radialement vers le bord; à l'état humide légèrement visqueux, vite sec, pas lisse, à la loupe finement couvert de poils et tomenteux; à l'état jeune demi-conique aplati, plus tard plus arrondi, sans papille, non concave, grêle, membrané.

Lames 20-28, 13, d'abord d'un lilas vif, plus tard d'un brun-lilas, peu adnées ou presque libres, à arêtes non floconneuses, de la même couleur.

Stipe 15-30/1 mm, violet, en-bas brun foncé, entièrement glabre, aussi sans rhizoïdes à la base, pas visqueux, plein sans trace de voile.

Source : MNHN, Paris

Odeur point.

Réaction chimique sur la peau du chapeau :

avec NH_3, KOH négative.

avec HCl se décolorant en rose.

Sporée blanche.

Spores 2,8-3,4/2,5-2,8 µ, ovoïdes à globuleuses; lisses, à paroi mince, avec goutte d'huile, qui disparaît dans le réactif de Melzer, apicule bien marqué, hyalines, pas ou peu pseudoamyloïdes, la couleur rouge-brun des pseudoamyloïdes se remarque à peine, elle apparaît mieux après une action prolongée du réactif et se voit bien lors de l'immersion dans l'huile.

Basides 23-25/5 µ, étroitement fusiformes, hyalines, à 4 spores, stérigmate long de 1,5 µ, avec goutte d'huile.

Poils marginaux 16-22/3-4 µ, étroitement claviformes, hyalins, pas ou peu guttulés, sans pigment.

Cystides manquent, arête de la lame homomorphique.

Trame régulière, hyphes à paroi mince, courtes, cylindriques, prenant parfois déjà la forme d'un parenchyme, non pigmentées, peu pseudoamyloïdes, septum avec boucles, 4-6 µ.

Hyphes du stipe à paroi mince, hyphes cylindriques, ordonnées parallèlement, pas vraiment pigmentées (dans KOH) en couche serrée faiblement pseudoamyloïdes, 4-7 µ.

Chair piléique à hyphes cylindriques, régulières, à paroi mince, étranglées au septum, avec boucles, pas gélatineuses, sans pigment plasmatique ou épimembranaire, hyalines, 5-10 µ.

Trouvé entre des mousses et des feuilles en décomposition de *Chusquea* spec. (*Gramineae*), dans la forêt vierge du Pacifique (zona valdiviana), Fucatrihue, Prov. d'Osorno, Chili, 50 m., 22. IV.1963. (Type : F 10).

La délimitation systématique entre *P. chilensis* n. sp. et *P. syringea* Sing. (1963) dans le cadre des espèces de *Pseudobaeospora* portant des boucles ne présente aucune difficulté. Les deux espèces se différencient facilement et de façon caractéristique aussi bien à l'examen microscopique que quant aux exigences de la station. Séparée de plus de 3 500 m de différence d'altitude de son aire de distribution connue jusqu'ici, *P. chilensis* préfère la forêt humide à fortes précipitations et à températures égales sur la côte du Pacifique, en compagnie entre autres d'*Aextoxicon punctatum*, *Gevuina avellana*, *Lomatia ferruginea*, *Lapageria*

Source : MNHN, Paris

rosea, alors que *P. syringa* (comme *Baccharis*) représente probablement un élément de la steppe à buissons des plateaux orientaux de l'Altiplano péruvien.

Remarques concernant la classification systématique du type de genre P. pillodii (Quél.) Horak.

On ne doit pas seulement au nombre très restreint d'endroits où a été trouvé *P. pillodii oligophylla* le fait que les essais de classification systématique de cette espèce soient très discordants. Il faut aussi considérer que la situation peu sûre et problématique de ce type d'espèce résulte du caractère intermédiaire de ses critères taxinomiques qu'il faut savoir interpréter avec un peu de flair, à savoir la speudoamyloïdité des spores et des hyphes sous-hyméniales, ainsi que la structure de la chair piléique.

C'est ainsi que *pillodii* fut classé sous *Collybia* (Quélet 1883), *Baeospora* (Singer 1938) ou *Tricholoma* (par Kühner et Romagnesi 1954 comme type d'espèce d'une nouvelle section *Liposperma*). Alors que les deux derniers auteurs cités le classent encore sous *Collybia* (près de *C. tuberosa* et *C. cirrhata*), Favre (1960) pense qu'il serait plus vraisemblable d'attribuer l'espèce à la série des *Orcelleae* des *Tricholomataceae*, à cause de la sporée nettement lilacin-pourpre.

Dans les deux espèces de *Pseudobaeospora* examinées, nous avons pu déterminer sans équivoque la couleur blanche de la poudre de spores chez *P. chilensis*, alors que nous ne pouvions déteminer la couleur exacte de celle de *P. pillodii*, vu le manque de spores. Nous supposons cependant qu'elle est blanche.

Comme nous sommes persuadé que la couleur de la poudre de spores a un rôle important à jouer au point de vue systématique, nous pensons que, comme le mentionne Kühner en 1954, on a cherché à la déterminer sur les lames et le chapeau et non en préparant les spores sur un fond blanc. Il faut rappeler ici les erreurs commises en son temps lors de la détermination des couleurs chez les *Cortinariacées*. Chez *Cortinarius violaceus* Fr., il apparaît par exemple une étonnante différence suivant que les spores sont examinées sur les côtés des lames ou sur un fond blanc. C'est un phénomène identique qui se produit pour les espèces du genre *Phlegmacium* (Sect. *Calochroi* p.p. et *Caerulescentes*) qui ont un pigment lilas à bleu dans les lames. Il reste

Source : MNHN, Paris

encore à examiner si, dans le cas du pigment violet-lilas, une modification d'ordre optique peut intervenir lorsqu'on l'essuie ou qu'il est accumulé par endroits, de sorte qu'il en résulte des couleurs différentes qui peuvent être interprétées comme telles (Kühner et Romagnesi 1954 : « rougeâtre ou lilacin-rosé »). Le fait que la pseudoamyloïdité des membranes des spores est souvent faible et ne peut être établie sûrement pour certaines spores constitue également un handicap. On peut cependant dans cette situatinon s'aider des aspects phylogénétiques et en tirer des conclusions comme l'ont déjà fait Locquin (1952) et Singer (1963). C'est seulement après avoir laissé agir longtemps le réactif de Melzer que nous avons pu déterminer sûrement une membrane de spore pseudoamyloïde, aussi sous immersion d'huile. Une fois déterminée, la faible coloration d'un brun-jaunâtre, qui apparaît toutefois pseudoamyloïde, est constatée seulement là où les spores sont accumulées en tas ou se recouvrent. Cette réaction peu marquée souligne bien la position intermédiaire prise au point de vue phylogénétique et systématique par le genre *Pseudobaeospora* entre les Tricholomatacées et les Lepiotées (surtout *Lepiota*, sect. Sericellées).

La peau du chapeau montre également une structure morphologique intermédiaire, qui peut aller d'hyphes cylindriques régulièrement parallèles à des formes de cellules pseudoparenchymateuses (Kühner et Romagnesi 1954). Si l'on exclut le rattachement des espèces *Lepiota* non cellulaires et hyméniformes, il faut relever que les espèces *pillodii*, *defibulata*, *chilensis* et *syringea*, malgré leur discrépance au point de vue habitat et phytosociologique constituent cependant une unité naturelle.

Species incertae sedis :

a) *Prunulus syringeus* (Murr. 1916 a) = *Mycena syringea* (Murr.) Murr. (1916 b) = *Lepiota syringea* (Murr.) Sing.

Selon la proposition de Locquin (1952), Singer rapproche la section Sericelleae de *Lepiota* à *Pseudobaeospora*. Ainsi l'espèce nouvellement dénommée ici sera homonyme de *Pseudobaeospora syringea* Sing. 1963. Nous proposons donc pour l'espèce Nord-américaine : *Pseudobaeospora murillii* nom. nov.

b) *Collybia syringea* Singer (1955) : « lamellae adnexis » et les spores non amyloïdes sont des caractéristiques qui ne doivent plus figurer sous *Pseudobaeospora*. Peut-être sera-t-il possible lors d'un nouvel examen de procéder à une meilleure classifica-

Source : MNHN, Paris

tion du champignon de provenance brésilienne, qui sinon se trouve bien à sa place dans ce genre.

c) *Lepiota microspora* (Ell.) Sing. (1942) (= *Agaricus microsporus* Ellis, 1874).

Singer a examiné le matériel du type et est arrivé au résultat qu'il s'agissait d'une vraie *Lepiota* de la sect. *Micaceae* Lange: L'epicutis présente une structure cellulaire pseudoparenchymateuse avec des cellules en forme de poire à arrondies (23-42/13-25 μ) et des spores pseudoamyloïdes (4,5-5,2/3,3-3,6 μ). On ne saurait voir d'identité avec le champignon trouvé par Dennis (s. d.).

d) *Tricholoma microspora* (Ell.) Sacc. ss. Dennis 1951 :

Le champignon violet-aconit trouvé par Dennis à Trinidad sous le bambou (jusqu'à 10 mm de grosseur, conique arrondi, avec des spores non amyloïdes de 3 × 2 μ et des hyphes sans boucles) devrait très vraisemblablement être classé dans le genre *Pseudobaeospora*. Dennis nous indique qu'à son avis le rapprochement avec *A. microsporus* Ellis ne fut pas non plus certain, car le champignon nord-américain a été trouvé entre du *sphagnum* à son habitat typique. On a vraisemblablement oublié de noter la faible réaction des spores lors de la détermination microscopique, ce qu'il n'est malheureusement plus possible de contrôler aujourd'hui, vu qu'on disposait d'un exemplaire unique.

e) *Collybia fuscolilacina* Peck 1887 (*Ann. Rep. N. Y. State Museum* 39 : 38).

Petit champignon de 1-1,5 cm de grosseur, Amérique du Nord (Adirondack). Habitat : sur les versants ensoleillés des forêts de montagne; chapeau brun-lilas, ridé; lames brunâtres; haut du stipe farineux. Spores de 4-5 μ, subglobuleuses à elliptiques. Selon la grosseur des spores et la couleur des carpophores, on pourrait le rattacher au genre *Pseudobaeospora* Sing., mais le matériel doit tout d'abord être contrôlé et étudié.

(*Institut fédéral de recherches forestières, Birmensdorf, Suisse*).

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

DENNIS R. W. G. — 1951 : Agaricaceae of Trinidad. *TBMS 34 :* 479.

FAVRE J. — 1960 : Catalogue descriptif de champignons supérieurs de la zone subalpine du parc national suisse. *Ergebn. wiss. Unters. Schw. Nationalpark*, Bd VI, 42.

KÜHNER R. et ROMAGNESI H. — 1953 : Flore analytique de champignons supérieurs. Masson et Cie, Paris.

— 1954 : Compléments à la flore analytique. III. Espèces nouvelles, critiques ou rares de Pleurotacées, Marasmiacées et Tricholmacées. *Bull. Soc. Nat. d'Oyonnax*, n° 8.

LOCQUIN M. — 1952 : Nouveau réactif pour l'étude des structures membranaires fines chez les champignons. *B. S. M. F., 68 :* 172.

MURRILL W. — 1916 : North American Flora *9 :* 341.

QUÉLET L. — 1889 : Quelques espèces critiques ou nouvelles de la flore mycologique de France. *Ass. Franc. avanc. des Sciences*, Suppl. *17 :* 2.

SINGER R. — 1938 : Notes sur quelques Basidiomycètes. *Rev. Myc., 3 :* 194.

— 1942 : Type studies on Agarics. *Lloydia, 5 :* 97.

— 1962 : The Agaricales in modern taxonomy, 2nd edition. J. Cramer, Weinheim.

— 1963 : The delimitation of te genus Pseudobaeospora. *Mycologia, 55 :* 13.

Source : MNHN, Paris

Sur quelques espèces de Cucurbitaria du Sud-Est de la France

Par M. MASSENOT (Grignon).

■

Au cours de plusieurs séjours dans le Sud-Est de la France, nous avons eu l'occasion de faire d'assez nombreuses récoltes de divers Micromycètes sur des supports variés.

Nous présentons ici quelques échantillons appartenant au genre **Cucurbitaria** dont une espèce nouvelle dénommée **Cucurbitaria ononidis** n. sp. sur *Ononis fruticosa* L.

1. **Cucurbitaria berberidis** (P.) Gray

Sur les rameaux morts de *Berberis vulgaris* L., entre le col du Lautaret et Monétier-les-Bains (Hautes-Alpes), 1750 m. alt., 13 juin 1956.

Les périthèces, groupés sur un stroma, mesurent 400-700 μ de diamètre. Ils renferment des asques cylindriques, pédicellés, mesurant 150-200 × 16-21 μ, contenant eux-mêmes des ascospores ovoïdes à oblongues, brun-verdâtre, arrondies aux extrémités, à 6-9 cloisons transversales et 1-3 cloisons longitudinales pouvant exister dans les loges terminales, mesurant 26-33 × 15 μ.

2. **Cucurbitaria ononidis** n. sp.

Le parasite qui provoque la dessiccation des rameaux d'*Ononis fruticosa* L., belle Papilionacée endémique méditerranéo-montagnarde des préalpes provençales et dauphinoises, a été récolté à quatre reprises dans les localités suivantes :

a) A Guillaumes (Alpes-Maritimes), 900 m alt., 11 sept. 1946.

b) Au Jardin Botanique de l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Grignon (Seine-et-Oise), le 27 février 1957, sur une plante prélevée en juin 1956 dans un peuplement d'*Ononis fru-*

Source : MNHN, Paris

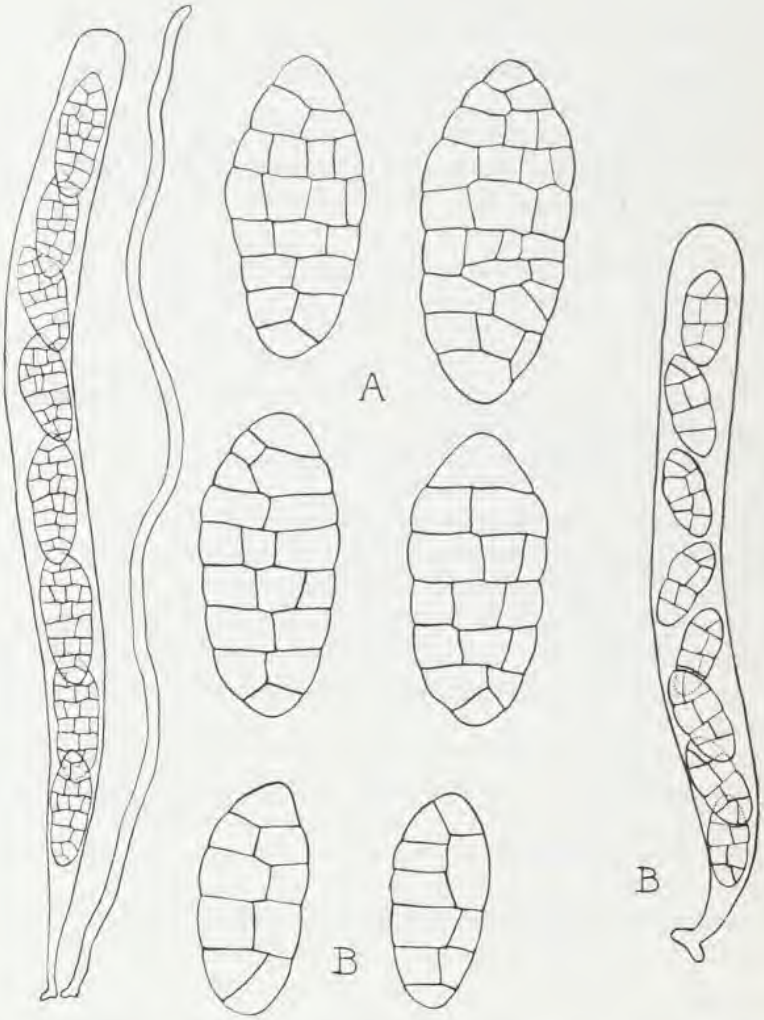


Fig. 1. — A. **Cucurbitaria ononidis** n. sp. sur *Ononis fruticosa* : asque et paraphyse (× 500) ; quatre ascospores (× 1250).
B. **Cucurbitaria rosae** sur *Rosa* sp. : asque jeune (× 625) et deux ascospores (× 1250).

Source : MNHN, Paris

ticosa installé le long de la route qui domine les gorges du Guil, entre Guillestre et Château-Queyras (Hautes-Alpes), vers 1100 m. alt. Sur deux rameaux secs de cette plante transplantée à Grignon, sont apparues, au mois de février suivant, les fructifications du parasite dont la présence n'avait pas été remarquée sur les plantes en place.

c) A Pontaix, près Die (Drôme), 350 m. alt., 5 juillet 1962.

d) Entre Guillestre et Château-Queyras, 28 juin 1963, à l'endroit précis signalé au § *b*, où le parasite a été abondamment récolté.

Parmi ces quatre récoltes, seules les deux premières ont permis de préciser les caractères du champignon; les deux dernières en effet, montrent des périthèces trop mûrs ayant libéré en grande partie leurs ascospores; celles qui restent accolées aux parois périthéciales sont trop desséchées pour permettre une description valable du champignon.

Le parasite récolté à Guillaumes présente les caractères suivants :

Les périthèces, carbonacés, isolés ou disposés en petits amas sous-corticaux, portés par un stroma assez médiocrement développé, mesurent 700-1 000 × 400-600 μ.

Les asques cylindriques, courtement stipités, monostiches, mesurent 180-225 × 17-21 μ et sont entremêlés de touffes de paraphyses hyalines filiformes, pluriseptées, un peu plus longues qu'eux.

Les ascospores oblongues ou ellipsoïdes, brun-jaunâtre à brun-châtain assez foncé, à 6-9 cloisons transversales recoupées par 2-3 cloisons longitudinales, assez nettement resserrées au niveau des cloisons, surtout au niveau de la cloison médiane, mesurent 28-43 × 11-16 μ.

Quant au champignon récolté à Grignon, il peut être ainsi décrit :

Périthèces 500-800 × 350-500 μ.

Asques longuement cylindriques, assez nettement pédicellés, 180-290 × 16-19 μ, environnés de paraphyses.

Ascospores 27-38 × 11-16 μ, à 5-8 (généralement 7) cloisons transversales et 1-3 cloisons longitudinales.

Le parasite d'*Ononis fruticosa*, ainsi caractérisé par ces deux récoltes, diffère des autres espèces de **Cucurbitaria** connues sur Papilionacées par la grande taille de ses asques ainsi que les grandes dimensions et par l'importance du cloisonnement de ses

Source : MNHN, Paris

ascospores. Seul, parmi les quelque quinze espèces de **Cucurbitaria** décrites sur les représentants de cette famille, **C. kurdica** Bubak, connu au Kurdistan et en Iran sur *Astragalus kurdicus*, possède des asques et ascospores de taille comparable (asques 180-200 × 15-17 μ, ascospores 28-50 × 9-17 μ). Outre les différences portant sur l'éloignement géographique et le support, notre champignon se distingue de **C. kurdica** par un cloisonnement différent des ascospores : 5-9 cloisons transversales et 1-3 longitudinales pour la première espèce, 3-8 et 1 respectivement pour la seconde.

Il paraît donc justifié de proposer la création d'une espèce nouvelle pour désigner le parasite d'*Ononis fruticosa*.

La diagnose latine de cette nouvelle espèce s'établit ainsi :

Cucurbitaria ononidis n. sp.

Peritheciis carbonaceis raro solitariis, plerumque gregariis in stromate subcorticale insidentibus, 500-1 000 × 350-600 μ; ascis cylindraceis breviter stipitatis, monostichis, 180-290 × 16-21 μ, paraphysibus filiformibus hyalinis, pluriseptatis, paulo longioribus, mixtis; sporis oblongis ellipsoideisve, flavo-brunneis vel castaneo-brunneis, medio constrictis, 5-9 transversale, 1-3 longitudinaliter septatis, 27-43 × 11-16 μ.

Hab. in ramis emortuis *Ononidis fruticosae* in alpibus Galliae meridionalis.

3. **Cucurbitaria rosae** Wint. et Sacc.

Sur rameaux dénudés de *Rosa* sp., pentes du pic de Seüze, près Gap (Hautes-Alpes), 1 200 m alt., 11 mai 1948.

Les périthèces, isolés ou disposés par petits groupes sur un stroma médiocrement développé, s'ouvrent par une courte papille et mesurent 450-600 μ de diamètre.

Les asques cylindriques nettement pédicellés, mesurant 110-145 × 13-16 μ, sont entremêlés de paraphyses flexueuses filiformes aussi longues qu'eux.

Les spores oblongo-ellipsoides, arrondies aux extrémités, de couleur brun-châtain, mesurent 17-21 × 9-11 μ; elles sont pourvues de 3 à 6 cloisons transversales recoupées par une cloison longitudinale.

Source : MNHN, Paris

4. **Cucurbitaria tunetana** Guyot.

Sur rameaux morts de *Calycotome spinosa* L., près de Nyons (Drôme), 10 avril 1955.

Les périthèces sont groupés en amas allongés dans des fentes fusiformes de l'écorce et disposés sur un stroma assez lâche formé de gros cordonnets mycéliens qui porte non seulement les périthèces mais aussi le stade pycnidien **Diplodia** du champignon.

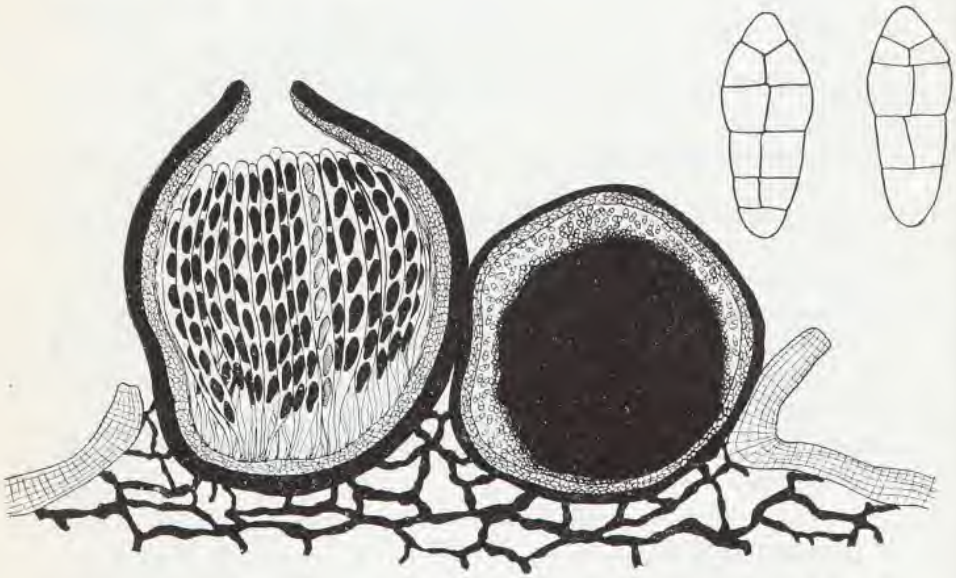


Fig. 2. — Périthèce de **Cucurbitaria tunetana** et forme pycnidienne **Diplodia** sur *Calycotome spinosa* (× 150); en haut à droite, ascospores (× 1250).

Les périthèces mesurent 300 à 550 μ de diamètre.

Les asques cylindriques, pédicellés, mesurent 140-180 × 10-12 μ.

Les spores de couleur brun-jaunâtre à brun-châtain, oblongues, subaiguës au sommet, un peu arrondies à la base, à 3-6 (le plus souvent 4-5) cloisons transversales et 1 (rarement 2) cloisons longitudinales pouvant exister dans les loges terminales, mesurent 18-24 × 7-9 μ.

La forme **Diplodia**, dont les conceptacles de 250 à 400 μ de diamètre peuvent s'observer sur le même massif stromatique que

Source : MNHN, Paris

les périthèces, est caractérisée par des spores de couleur brun-olivâtre à brun-châtain, ovoïdes, bicellulaires, mesurant 6,5-10 × 3-4 μ.

L. GUYOT, 1955 (1) a décrit **Cucurbitaria tunetana** sur un rameau indéterminé (probablement *Calycotome spinosa*), d'après une récolte tunisienne.

Mise à part une pigmentation un peu moins prononcée et un cloisonnement transversal légèrement plus important des ascospores (3-6 cloisons transversales au lieu de 3, rarement 4-5), les caractères de notre récolte s'identifient bien à ceux décrits dans la diagnose originale, ce qui permet de confirmer l'identité douteuse de l'hôte du parasite tunisien.

(1) L. GUYOT. — Contribution à l'étude de la flore mycologique de la Tunisie (*Ann. Serv. Bot. Tun.*, **28**, p. 85, 1955).

Source : MNHN, Paris

Etude sur la croissance du Phlyctaena vagabunda Desm. à diverses températures

Par Claude MOREAU et VUONG HUU HAI.

■

Résumé

Deux souches de *Phlyctaena vagabunda* sont cultivées entre 3° et 35°. La croissance, encore bonne à 3°, n'est plus possible dès 30°. L'optimum en palier est compris entre 15° et 23°.

Le *Phlyctaena vagabunda* Desm. produisant des taches de pourriture lenticellaire sur pommes conservées en entrepôts frigorifiques, nous avons pensé qu'il était intéressant d'étudier la croissance de ce Champignon en fonction de la température. Deux souches différentes, répertoriées A et B, ayant pour origine respectivement :

A : Pommes Golden récoltées en Seine-et-Marne, souche entretenue un an sur milieux nutritifs naturels gélosés au laboratoire;

B : Pommes Golden récoltées en Anjou, souche isolée au début des essais

ont été retenues.

Les deux cultures morphologiquement semblables ont été comparées à la souche aimablement communiquée par le C.B.S. de Baarn.

Techniques :

Comme la vitesse de croissance est faible, on cultive le Champignon en boîte de Pétri, mais pour éviter toute erreur par excès, lors de la mensuration des premiers diamètres des colonies, il

Source : MNHN, Paris

importe de faire des semis de taille négligeable. La collecte des spores est peu commode, il faut donc ensemencer du mycélium. La nature compacte du feutrage mycélien rend difficile l'exécution de petits fragments réguliers. Les prélèvements qu'on peut assimiler à des semis ponctuels, ont été réalisés en découpant à la plume métallique flambée et sous le microscope stéréoscopique les marges de jeunes colonies cultivées en boîtes de Pétri.

A partir d'une seule boîte-mère, il est possible d'ensemencer toutes les boîtes d'un seul essai; pour chaque essai et chaque température on ensemence 10 boîtes-filles contenant 20 ml. de milieu de Maltea 1 % gélosée.

Pour des raisons techniques, nous n'avons pu réaliser des cultures à une température inférieure à 3°, les températures de 33° et 35° essayées n'autorisent plus la croissance.

Treize températures furent expérimentées entre 3 et 30°. Les cultures sont mesurées deux fois par semaine, on obtient facilement le diamètre moyen de chaque souche à une température donnée.

Résultats :

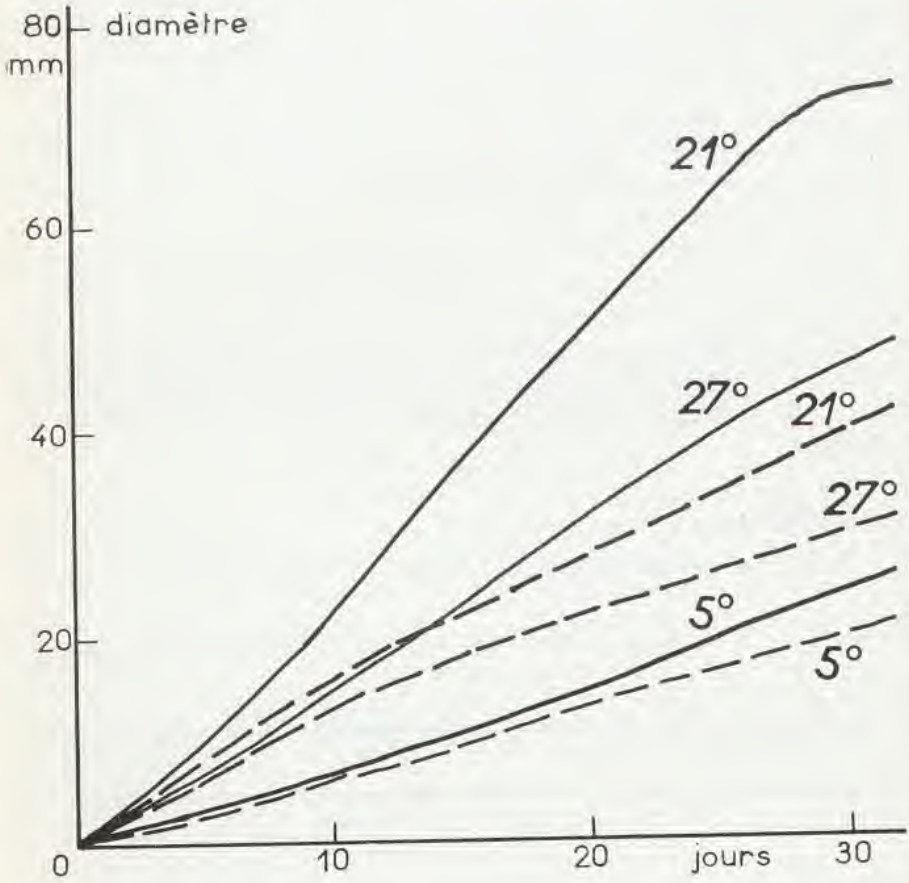
Ils sont exprimés dans le Tableau I et les graphiques I et II.

TABLEAU I : Diamètre moyen (en mm) des cultures de *Phlyctaena* âgées de 30 jours.

Température	3°	5°	7°	9°	11°	15°	16°
Souche A	19	25	34	40,5	43,5	74	75,5
Souche B	17	20,5	25,3	27	29	33	35

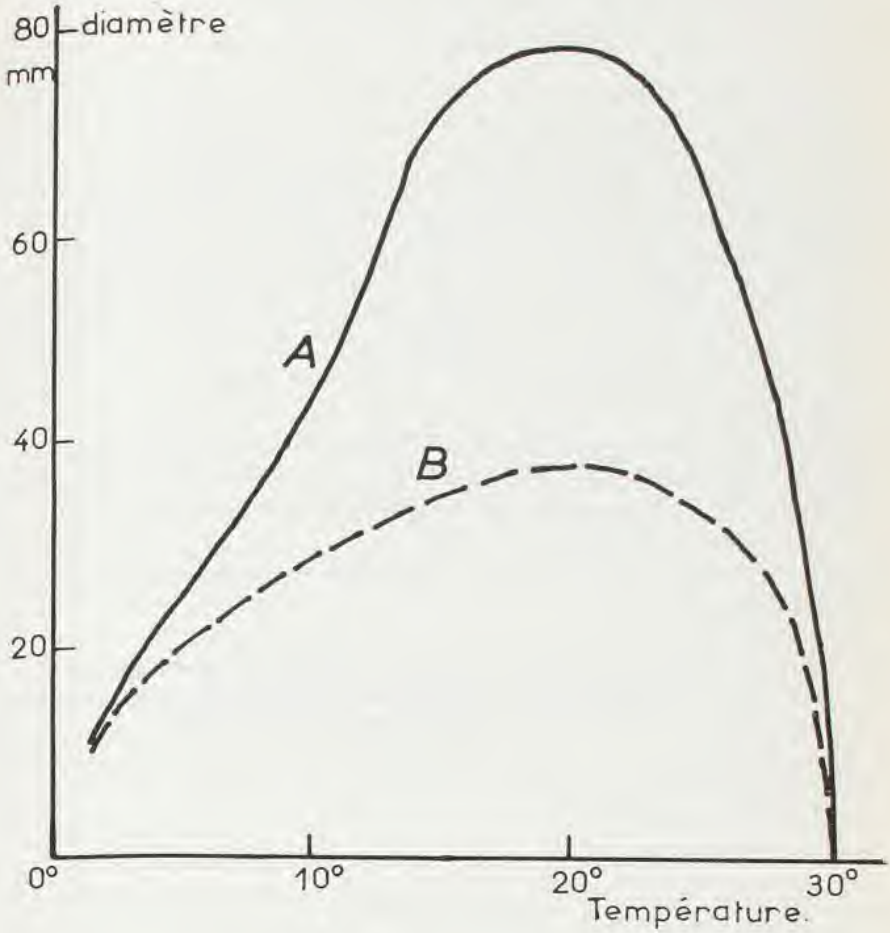
Température	21°	23°	25°	27°	29°	30°	
Souche A	77	78	57	50	6	0	
Souche B	38	36,5	31	28,5	8	0	

Source : MNHN, Paris



Graphique I. — Variations du diamètre moyen des cultures de *Phlyctaena vagabunda* à 5°, 21° et 27° en fonction du temps.
en traits pleins : souche A, isolée depuis un an
en tiretés : souche B, fraîchement isolée.

Source : MNHN, Paris



Graphique II. — Diamètre moyen des cultures de *Phlyctaena vagabunda* après 30 jours d'incubation à diverses températures.
A. en traits pleins : souche isolée depuis un an
B. en tiretés : souche fraîchement isolée.

Source : MNHN, Paris

Les deux souches présentent des températures cardinales semblables :

— la croissance optimale connaît un palier entre 15 et 23° avec un léger maximum vers 21° ;
— la croissance est interrompue dès 30°.

Les deux souches varient, au contraire, par leur vitesse de croissance; ce phénomène est accentué aux températures optimales. Ainsi, à 21° la souche A a une vitesse journalière moyenne de 7 mm alors que la souche B ne parcourt que 2,5 mm. Ces différences apparaissent nettement d'une part sur le graphique I, qui représente l'accroissement du diamètre moyen des cultures des deux souches en fonction du temps, pour la température optimale 21° et deux températures extrêmes 5° et 27°, d'autre part, sur le graphique II qui représente le diamètre moyen des deux souches, après 30 jours de culture, en fonction de la température.

Nous ne savons pas dire actuellement si la différence de vitesse de croissance entre les deux souches est liée à leur origine propre ou si c'est simplement l'adaptation à la vie saprophytique de la souche A, cultivée depuis un an « in vitro ». Le comportement ultérieur de la souche B, au laboratoire, aidera à connaître l'explication.

(Muséum National d'Histoire Naturelle
et Office de la Recherche Scientifique et Technique
Outre-Mer, Paris.)

Source : MNHN, Paris

Sur deux réactions microchimiques associées chez certains Basidiomycètes supérieurs

Par H. ROMAGNESI (Paris).

■

Pendant longtemps, la classification des Basidiomycètes supérieurs a été uniquement fondée sur la forme du carpophore et la configuration de la surface hyménifère. FRIES n'avait jamais imaginé de rapports étroits entre ses Agaricinées, Polyporées, Hydnées et Théléphorées, non plus qu'entre des genres de morphologie apparemment très éloignée.

PATOUILLARD et BOURDOT ont été parmi les tout premiers à envisager que des champignons n'ayant entre eux aucune ressemblance extérieure pouvaient en réalité être plus étroitement apparentés qu'ils ne l'étaient avec des groupes qui présentaient sensiblement la même morphologie, surtout au niveau de la surface fertile.

C'est ainsi qu'on trouve dans les Hyménomycètes de France de BOURDOT et GALZIN remembrés divers genres ou espèces que FRIES avait dispersés dans des familles différentes : *Tomentella* (Théléphorée), *Phylacteria* (Clavariée), *Caldesiella* et l'ensemble *Sarcodon-Calodon* (Hydnées), alors même que ces derniers se trouvaient séparés des autres espèces à surface fertile aiguillonnée (*Hydnum repandum* en particulier) qui restaient groupées parmi les Hydnées. Le tout formait la sous-tribu des Phylactériées.

Or, quel était le fondement d'un tel remembrement? *Uniquement* un caractère microscopique commun à tous ces genres : ceux de la spore, presque toujours colorée, et épineuse, parfois même en même temps gibbeuse-sinuolée. Ce point de vue était tellement révolutionnaire que, d'après le témoignage de GILBERT, BOURDOT s'était inquiété des réactions des mycologues, et craignait de les incommoder! Pourtant, il fut suivi sans aucune difficulté ni réticence; encore tout récemment, G. MALENÇON a pu confirmer les remarquables particularités des spores, qui avaient autorisé le rapprochement de champignons étalés en croûte et d'autres possédant un pied et un chapeau distincts.

Source : MNHN, Paris

D'ailleurs, BOURDOT, un des plus grands taxinomistes que la mycologie ait connu, avait aperçu bien d'autres analogies entre espèces ou genres morphologiquement fort différents par la nature de leur surface hyménifère, par exemple entre plusieurs *Poria* d'une part, et certains *Corticium* et *Odontia* d'autre part, mais sans oser de nouveau révolutionner la classification traditionnelle en s'appuyant sur elles. Aujourd'hui, les spécialistes des Aphyllophorales sont en train de constituer sur ces bases des groupements nouveaux, au moins par le nom, qu'on a toutes raisons d'estimer naturels, par exemple pour réunir diverses espèces ayant simplement en commun la forme en urne des basides.

Mais c'est surtout du côté des Gastéromycètes que certaines de ces séries naturelles ont pu être envisagées ou même constituées; sans parler de l'affinité reconnue des Bolets et des *Rhizopogon*, des Rhodophylles et du *Richoniella leptoniaespora*, des *Secotium* et des *Cortinarius*, etc, etc..., on peut citer la plus remarquable réussite en ce domaine : la création par MALENÇON de sa série des Astérosporées, réunissant Lactaires, Russules et plusieurs genres de Gastéromycètes et Hypogés, *Mac Owanites*, *Hydnangium*, etc. Le fondement de ce remembrement était d'abord les caractères de la spore, surtout d'ordre microchimique (périspore amyloïde se déposant sur une ornementation épisporique primitive), ensuite la structure « hétéromère » de la chair, avec ses sphérocystes et ses hyphes connexives, enfin les particularités morphologiques et surtout microchimiques des cystides, ainsi que du réseau lactifère : ces articles en effet bleuissent, noircissent ou grisonnent dans les réactifs sulfo-aldéhydiques (mélange d'acide sulfurique et d'un aldéhyde), comme R. MAIRE l'avait découvert dès 1908-1910, en utilisant surtout le sulfoformol et la sulfovanilline, sans oublier d'ailleurs le réactif sulfobenzaldéhydique que récemment J. BOIDIN a remis en honneur, ainsi que le sulfoanisique, comme beaucoup plus sensibles et donnant des réactions extrêmement énergiques.

Toutefois cette dernière propriété chimique n'est pas absolument générale : chez les Lactaires surtout, et aussi, mais plus rarement, chez les Russules, les laticifères et les « macrocystides » (BOIDIN dit les « sulfocystides ») sont quelquefois insensibles à ces produits; mais c'est relativement exceptionnel.

Nous avons probablement découvert une autre propriété microchimique de ces articles, laquelle paraît bien avoir la généralité qui manquait à l'autre. Tous ceux qui réagissent positive-

Source : MNHN, Paris

ment aux sulfo-aldéhydes, et cela dans tous les groupes et genres que nous avons pu étudier nous-même sur le vivant, montrent, avec une intensité diverse d'ailleurs selon le produit employé, une coloration positive dans les colorants des lipides, Bleu BZL Ciba, Ecarlate Cérol BX par exemple; de plus, l'emploi successif d'une solution aqueuse de Bleu de Crésyl et d'ammoniaque, fait apparaître des enclaves d'un jaune doré ou même brun orangé, réaction découverte presque simultanément par Locquin et Kühner, et qui est regardée par beaucoup d'auteurs comme particulièrement caractéristique des lipides ou lipoïdes.

Or, chez les Russules et Lactaires en particulier, les cystides et laticifères qui ne noircissent pas en milieu sulfo-aldéhydique, présentent toutes ces colorations, sauf dans le groupe *amoena*, dont d'ailleurs les prétendues cystides ne sont vraisemblablement que des poils hyméniens homologues de ceux des revêtements, mais hypertrophiés.

Nous avions naguère envisagé une certaine parenté entre les *Dryodon* (ou *Hericium*) et l'Hydne cure-oreille (*Auriscalpium vulgare*), pour d'autres raisons, notamment la petite spore arrondie et puissamment amyloïde, mais nous avions été arrêté par l'insensibilité des laticifères aux sulfo-aldéhydes. Or, nous avons constaté récemment avec plaisir que ceux-ci se coloraient positivement dans l'Ecarlate et en jaune doré par le Bleu de Crésyl et l'ammoniaque.

En dehors des « macrocystides », nous avons indiqué que la présence de lipides ne s'observait jamais chez les cystides des Agaricales, à la seule exception des *Collybia* conigènes. Mais il est bien évident que cela n'a pas la moindre signification taxinomique, la morphologie de ces articles étant trop différente.

Certain dorénavant de l'intérêt extrême de ces particularités microchimiques, nous les avons recherchées systématiquement dans presque tous les groupes de champignons supérieurs, et les intéressants travaux de Boidin sur le même sujet ont remarquablement recoupé la plupart de nos observations. Chez les Agarics, en dehors des Russulacées, on ne les retrouve que chez les *Lentinellus;* chez les Aphyllophorales, nous avons trouvé et signalé dans notre communication au Congrès de Stockholm, ces caractères microchimiques chez *Gloeocystidium porosum;* ultérieurement, nous avons réalisé la même observation chez un *Gloeocystidium* aff. à *contiguum* et chez *G. furfuraceum*. J. Boidin a confirmé l'existence courante de cette réaction chez presque toutes

Source : MNHN, Paris

les espèces groupées aujourd'hui dans le genre *Gloeocystidiellum* v. Hoehn. Enfin, rappelons qu'antérieurement, nous l'avions signalée chez *Auriscalpium vulgare* et J. Boidin chez plusieurs *Peniophora* de la section des *Coloratae*, ainsi que dans quelques autres genres.

Or, nous avons été vivement frappé par le fait suivant : à la seule exception de ces derniers champignons étudiés par Boidin, les cystides et laticifères à contenu à la fois lipidique et souvent sensible aux sulfo-aldéhydes, sont constamment liés à l'amyloïdité de la spore, qui est même souvent très vive, et parfois cette amyloïdité est accompagnée soit d'une légère rugulosité, comme chez les *Lentinellus*, l'*Auriscalpium*, les *Dryodon*, soit de verrues amyloïdes se détachant sur le fond incolore de l'épispore, comme chez certains *Gloeocystidiellum*; ainsi en est-il notamment du *G.* cf. *contiguum* ci-dessus mentionné, chez lequel les macrocystides, avec leurs appendices terminaux, ressemblent tellement à des cystides de Russulacées (elles se colorent seulement en pourpre, non en noir, par la sulfovanilline, mais nous n'avons pas essayé les réactifs plus sensibles) que n'importe quel mycologue non prévenu les prendrait infailliblement pour telles. Même chose chez *G. furfuraceum*, aux cystides plus banales, mais qui nous a causé la plus vive surprise quand nous avons observé, au-dessus de l'appendice, une petite tache hilaire en écusson, tout à fait analogue à celle de *R. farinipes* par exemple. Or, des genres comme les *Melanoleuca* et les *Leucopaxillus*, qui ne semblent pas du tout apparentés, même de très loin, aux Russulacées, mais possèdent eux aussi des spores à épines amyloïdes, ne nous ont jamais montré la moindre amorce de tache hilaire. Cette tache, vestige d'une périspore amyloïde, constitue donc un indice d'analogie troublante avec celle des Russulacées.

Une réserve à faire toutefois : il ne semble pas exister chez toutes ces Aphyllophorales une ornementation épisporique primitive, comme chez ces dernières.

On est donc en présence ici d'une conjonction fort étonnante, puisqu'elle porte sur deux caractères d'un ordre tout à fait différent, sans aucune commune mesure ni interaction possible. Même, comme il est très improbable que les deux réactions du système lactifère et des cystides, coloration dans les réactifs des lipides, et sensibilité aux sulfo-aldéhydes, s'appliquent à un même corps (en fait on ignore la signification de la seconde réaction), puisqu'elles se trouvent parfois disjointes, on aurait affaire à une triple conjonction.

Source : MNHN, Paris

Pourtant cette conjonction s'observe chez des groupes morphologiquement si différents, si éloignés, qu'il faudrait une immense audace pour en tirer à l'heure actuelle des conclusions quant à leur parenté phylogénétique. Rien de commun dans l'apparence extérieure et même la structure des Russulacées et autres Astérosporées, des *Lentinellus*, de l'*Auriscalpium*, des *Dryodon* et des *Gloeocystidiellum!*

Ce n'est guère qu'entre les trois premiers genres que l'on peut dès maintenant admettre une relative proximité. La parenté entre *Lentinellus* et *Auriscalpium* a même été confirmée récemment à l'aide d'autres critères, par MAAS-GEESTERANUS. Mais peut-on en faire autant avec les *Gloeocystiellum?* Et estimer relativement affines *Lentinellus* et Russulacées, malgré d'énormes différences dans la consistance et la structure hétéromère qui caractérise si fortement ces dernières?

Cependant, d'autres analogies ont été relevées, que nous signalons en passant, sans leur attribuer naturellement une valeur probatoire : une saveur âcre existe chez les *Lentinellus*, notamment *vulpinus;* et même BOIDIN a signalé un lait âcre-brûlant chez *Gloeocystidiellum lactescens!* Si bien que cette dernière espèce, résupinée, est la seule, en dehors des Russulacées, à présenter tous les caractères des Lactaires quant aux propriétés de son latex! Enfin, tous ces genres sont riches en tyrosinase, et l'on sait que cette enzyme est particulièrement abondante chez les Lactario-russulés.

Malgré cela, un hiatus tellement énorme existe entre ces Théléphorées et les Agaricales présentant la fameuse « conjonction », que l'on ne peut que se rallier à la sage conclusion de BOIDIN, qui estime impossible de reconnaître à l'heure actuelle la réalité d'un phyllum allant des formes résupinées aux Agaricales.

En effet, rien de bien net ne permettait hier encore d'envisager même avec toutes les réserves possibles, une tendance des formes corticioïdes à l'acquisition d'un carpophore érigé, comme NEUHOFF l'a naguère suggéré dans un très intéressant article où il admet la possibilité d'une dérivation des Agaricales à partir des Aphyllophorales.

Nous voudrions seulement aujourd'hui, pour terminer, apporter à la résolution de ces problèmes, quelques éléments nouveaux. Tout récemment, ERICKSSON a découvert un champignon résupiné ayant exactement la même spore que les grandes Clavaires chromosporées que l'on groupe aujourd'hui dans le genre *Ramaria*,

Source : MNHN, Paris

et a constitué pour lui un nouveau genre *Ramaricium*, dont le nom exprime fort bien la nature hybride, mi-*Corticium*, mi-*Ramaria*. Le fait prend toute son importance quand on sait que les *Ramaria*, conformément à l'opinion de R. Heim, touchent de fort près au *Nevrophyllum*, champignon déjà « pré-agaricoïde », dont les plis ramifiés peuvent être regardés comme des amorces de lamelles en formation. Du reste, d'autres analogies ont été relevées entre les Cantharellacées et certaines Clavaires, les *Clavariadelphus* (groupe *pistillaris*), notamment par R. Heim.

Toutefois, jusqu'à ce jour, nous n'avions observé des spores amyloïdes parmi les Clavariacées que chez les *Typhula* (plusieurs espèces), mais celles-ci sont totalement dépourvues de cystides et de laticifères. Nous ne connaissions aucune espèce clavarioïde pour jeter une sorte de pont entre les *Gloeocystidiellum* résupinés et des espèces dressées. Or, précisément, nous venons de retrouver la conjonction « spore amyloïde/macrocystides et laticifères à contenu lipidique et sensible aux sulfo-aldéhydes » chez une Clavaire rameuse que Corner a insérée dans le genre *Clavicorona* Doty, la *Cl. pyxidata* (Fr.) ; cet auteur classe dans le même genre d'autres espèces non rameuses, mais dressées et capitulées ou tronquées, dont certaines ont été décrites comme *Physalacria* (*Ph. tuba* Heim) ; nous ignorons naturellement les propriétés microchimiques de ces espèces, car elles ne peuvent être relevées que sur le vivant, sauf l'amyloïdité sporale. On ne peut que regretter que Corner ait négligé tous ces caractères, dans son travail, par ailleurs tout à fait remarquable, surtout sur le plan histologique. Quoi qu'il en soit, on peut donc penser que les *Clavicorona* jouent par rapport aux *Gloeocystidiellum*, le même rôle que les *Ramaria* par rapport aux *Ramaricium*.

Nous prions cependant instamment le lecteur de ne pas nous faire dire plus que nous ne voulons dire sur la signification de ce faisceau de faits : il s'en faut de *très loin* qu'on puisse en tirer encore une conclusion, si prudente et si circonstanciée soit-elle. A cet égard, trois attitudes sont possibles, entre lesquelles l'avenir décidera: la conjonction précisée ci-dessus n'a qu'une valeur toute fortuite, et ne présente aucune signification phylogénétique, sauf sans doute au niveau de deux ou trois genres. En sa faveur, il est facile d'arguer non seulement des immenses différences morphologiques et structurales entre les différents groupes qui la présentent, mais aussi de la faiblesse des analogies signalées entre les spores, dont aucune étude sérieuse et précise n'a été faite quant à leur structure exacte : certaines similitudes peuvent

Source : MNHN, Paris

très bien n'être qu'apparentes, et peuvent cacher en réalité des différences rédhibitoires. Dès lors, plus de conjonction entre des caractères d'ordre différent, et les réactions micro-chimiques signalées, malgré leur singularité, n'ont peut-être pas plus de sens que par exemple la présence d'oxalate calcique chez une foule de genres évidemment non apparentés.

La seconde attitude consisterait à voir dans les différents « îlots » où la conjonction existe, des vestiges isolés d'une vaste série naturelle, dont un grand nombre de chaînons auraient disparu au cours de l'évolution.

La troisième attitude serait de regarder par exemple les *Gloeocystidiellum* comme des états « *imperfecti* » des autres genres, où le mycélium ne formerait plus de carpophores, mais aurait la propriété de produire directement les basides et les cystides. Ce ne serait pas du tout une hypohtèse saugrenue puisqu'en culture pure, on voit chez les *Alnicola* par exemple, se former les poils d'arête à l'extrémité de certaines hyphes; et Kühner et Heim ont vu des cultures de l'*Armillariella mellea* produire un véritable *Corticium* ayant conservé les mêmes spores que si elles avaient été normalement produites par un carpophore. Toutefois, cette hypothèse est la moins probable des trois, car la présence de boucles, constante en dehors des Astérosporées, donne à penser qu'ils sont moins évolués que ces dernières, l'anse d'anastomose étant habituellement regardée comme un caractère primitif.

Ainsi donc il nous est impossible actuellement d'adopter formellement la seconde attitude, car ce serait là faire une hypothèse extraordinairement hasardée. Nous ne savons pas si Astérosporées, *Lentinellus*, *Auriscalpium*, *Dryodon*, *Gloeocystidiellum* et *Clavicorona* présentent, en tout ou en partie, une parenté réelle, quoique lointaine. Nous dirons même que ce n'est pas très probable; certaines analogies doivent n'être qu'apparentes. Mais, quoi qu'il en soit, tout en prenant nettement parti *sur un plan général*, en faveur de la thèse de Neuhoff sur le développement phylogénétique des Hyménomycètes à partir des Aphyllophorales il nous a paru intéressant d'attirer l'attention sur un ensemble de faits, sans aucun doute insuffisamment probants, mais fort troublants, et dont le moins qu'on puisse dire est qu'ils requièrent la méditation.

Résumé.

La conjonction des caractères suivants : spores amyloïdes, parfois même à verrues amyloïdes, et laticifères et macrocystides à

Source : MNHN, Paris

contenu lipidique et souvent aussi sensible aux réactifs sulfoaldéhydiques, a été observée chez les Astérosporées (Russulacées et Hydnagiacées), les *Lentinellus*, l'*Auriscalpium vulgare*, les *Dryodon* (ou *Hericium*), beaucoup de *Gloeocystidiellum* et *Clavicorona pyxidata*. La question est posée de savoir dans quelle mesure cette conjonction a une valeur taxinomique et phylogénétique.

(*Travail du Laboratoire de Cryptogamie du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.*)

BIBLIOGRAPHIE

BOIDIN J. — Sur la réaction à l'iode de la paroi sporique des *Gloeocystidium* et des *Stereum*. *C. R. Ac. des Sc.*, 230, p. 461-62, 1950.

— Sur la réaction à l'iode de la paroi sporique chez les Théléphoracées et quelques genres voisins. *Bull. Soc. Lin. Lyon* (6), p. 133-135, 1950.

— Les réactifs sulfo-aldéhydiques. *Bull. Soc. Nat. Oyonnax*, T. 5, p. 72-79, 1951.

— Essai biotaxinomique sur les Hydnés résupinés et les Corticiés. Mém. hors-série, n° 6, *Rev. de Myc.*, 1958.

CORNER E. J. H. — A monograph of Clavaria and allied genra. *Ann. of Botany*, Mém. n° 1, Oxford Univ. press, 1950.

DOTY M. S. — *in Lloydia*, T. 10, p. 38-44, f. 1-6, 1947.

ERIKSSON J. — *Ramaricium* n. gen. : a corticoid member of the *Ramaria* group. *Sv. Bot. Tidskrift*, T. 48, 1, p. 188-198, 1954.

MAAS-GEESTERANUS R. A. — Hyphal structures in Hydnums. II, *Koninkl. Nederl. Akad. van Weteuschappen-Amsterdam Proceed.* ser. C. 66, n° 5, p. 426-430, 1963.

MALENÇON G. — La série des Astérosporés. *Rec. trav. crypt. dédiés à L. Mangin*, 1931, Paris.

— Le développement des spores chez les Phylactériés. *Bull. Soc. Myc. Fr.*, T. 74, p. 423-435, 1958.

NEUHOFF W. — Das System der Blätterpilze. *Zeitschr. f. Pilzk.*, T. X, p. 1, 1952.

ROMAGNESI H. — Sur les *Rhodophyllus*. *Bull. Soc. Myc. Fr.*, T. 49, p. 433-434, 1933.

— La cystide chez les Agaricacées. *Rev. de Myc.*, suppl. T. 9, p. 1-21, 1944.

— Sur les rapports des Cyphellinés avec certains groupes d'Agarics. *Proceed. of the seventh Int. Bot. Congress, Stockholm*, p. 407-410, 1950.

— A propos de l'Hydne cure-oreille. *Bull. Soc. Nat. Oyonnax*, T. 7, p. 111-112, 1953.

Source : MNHN, Paris

Les Lactaires du groupe aurantiacus

Par J. BLUM (Paris).

■

Nous désignons sous ce nom un groupe de lactaires à chapeau orangé ou fauve, d'une taille généralement moyenne, à chair sensiblement douce ou du moins jamais très fortement âcre.

Les deux espèces les plus connues de ce groupe sont le lactaire *aurantiacus* et le lactaire *mitissimus*; cela signifie évidemment qu'il existe un lactaire remarquable par sa couleur orangée et un autre, *mitissimus*, dont le lait est particulièrement doux.

En pratique, il se trouve que l'on est extrêmement embarrassé au moment des récoltes; certaines sont douces, ou à peu près, alors que d'autres sont indiscutablement un peu âcres; l'âcreté n'est ni forte, ni immédiate, elle se manifeste surtout dans la gorge, au bout d'un moment, par une saveur à la fois âcre et amère.

On a donc pris l'habitude de nommer *mitissimus* les formes les plus douces, *aurantiacus* celles qui le sont moins; c'est le point de vue adopté par plusieurs anciens mycologues; ensuite, en partant de ce critère, on a cherché à mieux définir les deux espèces, en se référant, en particulier à des notions d'habitat; alors il a semblé que l'espèce douce était souvent liée aux conifères, tandis que l'espèce un peu âcre paraissait bien plus difficile à classer.

Vers 1930, Konrad et Favre, s'appuyant sur une longue expérience des lactaires, en arrivèrent à la conclusion qu'il n'existait en réalité qu'une seule espèce, sous des aspects variés, certes, mais sans que l'on puisse vraiment accorder de valeur systématique aux écarts apparents.

Constatant d'autre part que les *aurantiacus* décrits par les auteurs différaient sensiblement entre eux, qu'ils étaient donc peu sûrs, et qu'ils correspondaient, somme toute, aux divers aspects qu'ils avaient eux-mêmes remarqué, ils pensèrent qu'il était plus sage de n'utiliser que le nom de *mitissimus* pour l'ensemble des récoltes.

Source : MNHN, Paris

Nous ne croyons pas que Konrad et Favre aient pris cette décision que leur imposait leur esprit de logique sans avoir regretté longuement d'abandonner ainsi des déterminations qui leur avaient été dictées par des traditions ou par leur intuition mycologique; trente ans après, il nous est encore bien difficile de dire s'ils ont eu tort ou raison; il est probable qu'ils ont eu raison dans la mesure où ils ont tenu compte de la majorité de leurs récoltes habituelles.

Mais ils ont sans doute eu tort dans la mesure où ils n'ont pas soupçonné qu'il pouvait exister d'autres récoltes susceptibles de mieux concorder avec les textes de Fries.

Un des arguments avancés pour la séparation de *mitissimus* et d'*aurantiacus* était la viscosité de ce dernier, que l'on opposait au chapeau sec de *mitissimus*; Fries, en effet, avait classé *aurantiacus* dans une section à *pileo primo viscido*, mais non *mitissimus*.

En fait, Fries avait cependant ajouté que le chapeau d'*aurantiacus* était simplement *viscidulo*; Konrad et Favre ont fort bien vu qu'aucun champignon de ce groupe n'était vraiment visqueux, que cette distinction était illusoire et dépendait avant tout de l'état du champignon et de l'humidité, qui rend les chapeaux plus ou moins brillants et comme gras.

Ils ne sont cependant pas absolument responsables de cette tradition qui rejette l'existence d'*aurantiacus*, comme très problématique, et il faudrait peut-être remonter à Quélet pour trouver l'origine des confusions qui sont à la base de leur décision.

Rapportons-nous en effet aux textes de Quélet et comparons-les à ceux de Fries :

Fries écrit, dans l'Epicrisis, pour *mitissimus* : *pileo tenui convexo papillato sicco azono laevi... lamellis confertis pallidioribus, lacte miti albo; serotinus in silvis; a lact. subdulcis colore potiss. differt.*

Et dans les Hyménomycètes, il complète : *in silvis praecipue frondosis; tenuis, inodorus, sapore rare subamaricante.*

Or, pour Quélet, cela devient un champignon des forêts ombragées, à chapeau lubrifié, brique clair... à lait et à chair un peu âcres.

En quoi ce *mitissimus* de Quélet, dont le chapeau n'est plus sec, mais lubrifié, et dont la chair n'est plus « rarement légèrement amère » mais un peu âcre, diffère-t-il de l'*aurantiacus* du même Quélet, nous allons essayer de le voir.

Source : MNHN, Paris

Il décrit ainsi *aurantiacus* : chapeau convexe mamelonné, légèrement visqueux, brique orangé; le lait est blanc et doux, les lames sont adnées-décurrentes; il vit sous les conifères des montagnes et ressemble à *mitissimus*.

Il semble donc surtout différer par son lait doux, par ses lames adnées-décurrentes et son habitat sous conifères, toutes choses qui n'ont pas paru être, à Konrad et Favre, très en accord avec leurs propres récoltes, ni très déterminantes.

Quant à l'*aurantiacus* de Fries, il est ainsi défini : *pileo carnoso, plano depresso laevi azono viscidulo... lamellis subdecurrentibus... lacte albo tarde acri; in silvis frondosis raro; colore laeto lamellis longe decurrentibus insignis.*

Ainsi donc, si les lames décurrentes de l'*aurantiacus* de Fries se retrouvent partiellement dans l'*aurantiacus* de Quélet (tout en devenant adnées-décurrentes), les autres caractères, comme le chapeau *viscidulo*, la saveur *tarde acri*, et l'habitat même, semblent plutôt s'être reportés sur *mitissimus;* mais en revanche, on ne retrouve pas de trace du *mitissimus* des feuillus de Fries, à chapeau sec, mince et papillé, à saveur seulement parfois un peu amère.

C'est vraisemblablement cette constatation qui a poussé Konrad et Favre à ne voir qu'une seule espèce chez Quélet, sous deux noms différents, mais alors il nous semble qu'ils auraient dû préférer le nom d'*aurantiacus* à celui de *mitissimus* pour désigner l'ensemble, puisque cet ensemble comporte des récoltes plus ou moins âcres et qui sont donc par définition à rejeter du *mitissimus* de Fries, tout comme du reste, il faut également les écarter par leur habitat ou leur chapeau sec.

Quant aux autres mycologues, ils ont en général suivi la voie tracée par Konrad, en ce sens qu'ils ont admis que *mitissimus* pouvait être plus ou moins âcre, mais ils ont cependant souvent préféré conserver le nom d'*aurantiacus* pour désigner des espèces assez indéterminées, fréquemment rencontrées sous conifères, et à saveur assez nettement désagréable.

Il faut toutefois mettre un peu à part Bresadola, qui presque seul, croyons-nous, a publié un *mitissimus* vraiment doux, à chapeau convexe puis un peu déprimé, papillé, non visqueux mais luisant, qui semble donc se rapprocher beaucoup du *mitissimus* de Fries.

En revanche, il ne nous semble pas que le *mitissimus* de Neuhoff, à lait doux, ou parfois un peu amer, qui vient sous les

Source : MNHN, Paris

conifères, soit celui de Bresadola; nous le rapprochons plutôt de l'*aurantiacus* de Quélet, ou encore des formes douces du *mitissimus* de Konrad; mais il nous semble, au contraire, que l'*aurantiacus* du même auteur serre d'assez près l'*aurantiacus* de Fries, par son habitat sous feuillus et son âcreté assez sensible.

H. Romagnesi devait, lui aussi, donner quelques indications sur ce groupe, vers 1940 : son *aurantiacus* était une espèce assez âcre, plus ou moins visqueuse, des conifères de montagne, qui pouvait être une des formes âcres du *mitissimus* de Konrad, ou peut-être le *mitissimus* de Quélet.

Il décrivait aussi un *mitissimus*, relativement doux, des feuillus, à chair à légère odeur de punaise; c'était toutefois un champignon assez robuste, et quelques années plus tard, Romagnesi lui donnait un autre nom, celui de *fulvissimus*. Entre temps, en effet, la technique des déterminations avait fait quelques progrès et cet auteur s'était aperçu, en s'appuyant en particulier sur les ornementations sporales, que son *mitissimus* n'était pas celui de Konrad, pas plus, du reste, qu'il ne pouvait être celui de Fries, par sa taille, son odeur, sa cuticule ruguleuse, sa légère âcreté. Et il émettait alors l'avis que le vrai *mitissimus* de Fries était vraisemblablement celui de Bresadola, mais à condition qu'il soit retrouvé un jour.

C'est pensons-nous la chance que nous avons eue : il s'agit vraiment d'une espèce à lait doux, jamais tant soit peu âcre, que l'exemplaire soit vieux ou jeune, à chapeau mince, flexueux, totalement unicolore, d'un bel orangé assez clair, avec une nuance roussâtre à la fin, mais orné au centre d'une très légère papille plus visible parce qu'elle est plus sombre que par son relief; la cuticule est assez luisante par l'humidité, mais elle devient rapidement lisse et presque mate.

Nous en avons trouvé de nombreux exemplaires, en 1963, cette année qui fut si exceptionnelle pour les lactaires, dans un même petit bois que nous connaissons bien et où nous devions trouver aussi, pour la première fois, le lactaire *zonatus* de Pearson et également un *lacunarum* dont nous parlerons un peu plus loin.

Terrain très sablonneux, avec des petits chênes, des charmes, en bordure des chemins, mais au milieu avec un mélange de chênes, de bouleaux et de quelques pins sylvestres; c'est à proximité de ces deux dernières essences que nos récoltes ont été faites.

Source : MNHN, Paris

Il diffère essentiellement de *fulvissimus* par le manque d'odeur de punaise, la cuticule lisse, le port plus gracile, le chapeau ne se décolorant pas sur la marge et qui finit par évoquer un *clitocybe aurantiacus* robuste; *fulvissimus* existe aussi, du reste, dans ce même bois et nous avons pu les comparer sur le frais.

Il diffère du *mitissimus* de Konrad par son chapeau moins mamelonné ou contourné, plus flexueux-déprimé, plus mince, moins coloré, sa chair douce, son aspect moins gras et enfin son habitat dans un petit bois mêlé qui est bien loin des forêts d'épicéas sombres et peu aérées.

Microscopiquement, il se sépare également très bien, que ce soit de ce que nous nommons le *mitissimus* de Konrad, c'est-à-dire le *mitissimus* classique, ou que ce soit de *fulvissimus*; le premier a une spore nettement réticulée, avec un mélange de crêtes et de lignes fines, alors que *fulvissimus* a une spore presque uniquement épineuse, avec de fortes épines, presque une spore de russule, avec çà et là quelques crêtes courtes, sans lignes reliantes fines.

Notre *mitissimus* Fries a une spore seulement ponctuée de fines verrues basses et irrégulières, avec çà et là quelques débuts de réticulation fine.

Il convient donc de modifier l'appellation du *mitissimus sensu* Konrad et nous proposons pour ce champignon courant le nom de *Lactarius aurantiofulvus*.

La question du lactaire *aurantiacus* proprement dit avait été résolue par nous depuis assez longtemps, mais uniquement microscopiquement; en effet, en étudiant nos récoltes d'*aurantiacus mitissimus* et également celles figurant dans l'Herbier du Muséum de Paris, nous avions eu l'impression d'un certain nombre de désaccords.

Mais faute de renseignements précis sur les récoltes, nous n'étions pas parvenu à relier ces caractères microscopiques à des caractères macroscopiques.

A vrai dire, le succès est encore loin d'être complet et nous serions fort embarrassé d'expliquer pourquoi telle récolte est un *aurantiacus*, alors que telle autre, d'aspect à peu près identique, est un *mitissimus* Konrad (c'est-à-dire notre *aurantiofulvus*).

Microscopiquement, la séparation est assez facile : *aurantiofulvus*, nous l'avons déjà signalé plus haut, a une spore nettement réticulée, avec un mélange de crêtes et de lignes fines, tandis qu'*aurantiacus* ne montre qu'un faux réseau, sans mailles

Source : MNHN, Paris

vraies; la spore est parcourue par des crêtes souvent assez épaisses, nombreuses, mais ramifiées, contournées et à peu près sans lignes fines.

Macroscopiquement, nous avons pu trouver cette année la confirmation que ces formes à spores ramifiées avaient bien une chair nettement âcre et qu'elles poussaient sous feuillus, hêtres en particulier; la cuticule est longtemps comme grasse; le chapeau n'est pas papillé, mais souvent légèrement mamelonné.

Nos seules récoltes proviennent de régions montagneuses (Pyrénées) ou de Suisse, toujours dans des endroits très humides.

Quand à *aurantiofulvus*, à chair plus ou moins âcre-amère, c'est avant tout, pour nous, une espèce des conifères, surtout des épicéas, à chapeau lisse et gras et plus ou moins largement mamelonné; en pratique, il se différencie donc surtout d'*aurantiacus* par l'habitat et par sa saveur modérément désagréable, quoique pour ainsi dire jamais franchement douce.

Nous avons donc fait connaissance jusqu'ici avec quatre champignons à chapeau orangé : *aurantiacus, aurantiofulvus, mitissimus* et *fulvissimus*.

Mais il est maintenant indispensable de dire quelques mots de certaines autres espèces parfois bien voisines.

Il y a d'abord *rubrocinctus*, qui n'est pas toujours facile à séparer de *fulvissimus*; il en a souvent la forte taille, l'aspect largement déprimé; il a même aussi une odeur assez désagréable, mais il nous semble qu'il sent plutôt la russule *foetens* que la punaise; son chapeau devient, comme celui de *fulvissimus*, un peu rugueux en séchant, mais il n'a pas les mêmes couleurs puisqu'il tend non vers l'orange clair, mais plutôt vers des teintes roussâtres, cannelle; et enfin, bien entendu, il a le haut du pied ceint d'une zone orange clair, d'abord large de plusieurs centimètres mais qui se rétrécit de plus en plus et finit par devenir un mince cerne à la base des lames.

La spore de *rubrocinctus* est un peu du genre de celle de *fulvissimus*, mais avec une ornementation plus basse.

Au contraire, on trouve des spores ornées bien plus fortement, mais d'un type assez proche, quoique avec des crêtes plus fortes, plus caractérisées (mais toujours non organisées en réseau), chez le lactaire *ichoratus*.

C'est un champignon assez robuste et épais, et par cela relativement comparable à *fulvissimus* ou a *rubrocinctus* et même à *volemus*, mais il se distingue cependant assez facilement grâce à

Source : MNHN, Paris

son pied : chez les jeunes exemplaires, on voit que la base est comme striée, maculée de traînées rouge pourpre, et à mesure que le champignon grandit, les taches rouges envahissent de plus en plus le pied qui finit par devenir rouge vineux dans sa moitié inférieure et le chapeau lui-même n'est souvent pas exempt de quelques traces plus rougeâtres esquissant de vagues cercles sur un fond fauve roussâtre.

Ce n'est qu'exceptionnellement que l'on pourra confondre pendant quelques instants le lactaire *tithymalinus* avec le lactaire *ichoratus*, quand il est encore très jeune, et avant d'avoir contrôlé sa saveur. Lui aussi, en effet, a parfois la base du pied d'abord un peu marquée de rougeâtre, mais ce rougeâtre n'envahit jamais le pied comme chez *ichoratus*, ne devient jamais aussi vineux; de plus *tithymalinus* a un chapeau plus petit, essentiellement brun jaune — et non pas fauve orangé — et sa chair est vraiment nettement âcre; on ne peut mieux faire que de reprendre les termes de Fries pour le décrire, qui le compare à un *rufus* brun, par sa forme et sa saveur.

Assez rare, surtout sous les bouleaux, comme du reste *ichoratus*, dans le voisinage des *torminosus*.

Sa spore est assez différente de celles des précédentes espèces; elle est assez finement réticulée et se rapproche de celle d'*aurantiofulvus*, à ornementation cependant plus épaisse.

Reste enfin, pour terminer ce tour d'horizon, à dire quelques mots du lactaire *lacunarum*, ce qui nous fait, d'ailleurs, revenir de façon directe au cœur du problème *aurantiacus*.

C'est un lactaire fauve orangé, qui a été isolé par Romagnesi il y a une vingtaine d'années et qui est bien facile à reconnaître, tout au moins sur le terrain et par les Parisiens, étant donné qu'il est fort abondant aux environs de la capitale, tout au bord des mares; son pied, qui se rouille intensément par la base avec l'âge, est assez caractéristique et il s'enfonce presque toujours parmi les feuilles en décomposition; plus rarement, on trouve ce champignon dans les ornières, ou encore parfois, à quelques mètres de l'eau, dans les cailloutis qui surplombent les mares.

Son chapeau est très hygrophane et varie rapidement du brun fauve à l'orangé; sa saveur est assez nettement âcre — et surtout amère — mais au bout d'un moment, et dans la gorge; il a une odeur assez indéfinissable, quoique manifeste, qui semble intermédiaire entre celle de punaise et de pélargonium.

Source : MNHN, Paris

Dans une certaine mesure, il est donc macroscopiquement assez voisin des lactaires *aurantiacus* et *aurantiofulvus*, mais nous n'avons cependant jamais eu d'hésitation à le déterminer, tant à cause de son habitat qu'à cause de son pied rouillé, de son chapeau souvent ponctué de rouille vers la marge, de sa saveur, de son odeur et aussi enfin de son lait jaunissant.

Ce dernier caractère est important : sur le champignon lui-même, le jaunissement n'est pas manifeste quoiqu'on puisse généralement remarquer quelques gouttes de lait devenues citrin pâle en séchant ; mais si l'on dépose une goutte de lait sur un mouchoir — ce qui est la seule façon d'étudier le jaunissement du lait des lactaires —, on obtient en environ deux minutes une tache citrine.

C'est un temps relativement long, puisque chez tous les autres lactaires jaunissants, le même résultat se produit en dix à vingt secondes.

Or, cette année, nous avons découvert un champignon d'un orange intense, dans un terrain sablonneux et sec, qui s'est révélé être un *lacunarum* par son lait tardivement jaunissant, par sa saveur âcre-amère, par son pied finalement un peu rouillé en bas ; mais il n'empêche qu'en le voyant nous avons bien eu l'impression de reconnaître notre *aurantiacus* de montagne, tout comme du reste nous l'avons reconnu absolument dans l'*aurantiacus* figuré par Cooke, pl. 1099.

L'étude de la spore n'a pas été très concluante ; en effet, si la spore de *lacunarum* est typiquement ornée seulement de crêtes assez fortes, mais peu denses, il n'est pas rare de rencontrer des récoltes présentant quelque réticulation fine, et se rapprochant alors un peu d'*aurantiofulvus*. Nos récoltes non paludicoles de *lacunarum* étaient de ce type, c'est-à-dire qu'il nous est impossible d'affirmer qu'elles sont différentes du *lacunarum* type, mais macroscopiquement, nous ne voyons aucune possibilité de les différencier de ce que nous considérons comme étant l'*aurantiacus* vrai, sinon par la faible tendance à jaunir de leur lait.

Autrement, l'aspect général est le même, et la saveur nous semble aussi à peu près de même ordre ; mais ce qui nous paraît assez curieux, c'est qu'en fait, ces *lacunarum* non paludicoles sont extrêmement proches de la description faite par Fries d'*aurantiacus* : tout y est, couleur, saveur, habitat sous feuillus et surtout les lames décurrentes ; en se reportant aux divers textes que nous avons reproduits plus haut, on pourra constater que ce caractère semblait assez important à Fries ; or, un peu comme

Source : MNHN, Paris

l'avait fait Quélet, nous n'avons pu observer, dans tout ce groupe, que des lames au plus adnées-décurrentes, sauf justement dans les récoltes de *lacunarum* et tout spécialement dans celles de nos *lacunarum* non paludicoles (nous citons à nouveau l'excellente figure 1099 de Cooke).

Nous en arrivons donc à nous demander si l'*aurantiacus* de Fries n'est pas, en partie, ce *lacunarum* non paludicole, à lames souvent assez décurrentes.

La question nous semble d'autant plus intéressante qu'il ne nous souvient guère d'avoir rencontré des *lacunarum* en montagne ou dans des régions relativement nordiques; à l'appui de cette remarque nous rappellerons simplement que Neuhoff ne paraît pas connaître *lacunarum*, ou du moins assez peu; *lacunarum* serait-il une forme paludicole et adaptée à certaines régions d'un autre lactaire à chapeau normalement bien plus vivement coloré?

Quoi qu'il en soit, nous croyons maintenant que l'*aurantiacus* de Fries est probablement un mélange de plusieurs espèces, dont *lacunarum* sans doute, mais qui comprenait vraisemblablement notre *aurantiacus* actuel, et sans doute aussi *aurantiofulvus*, car nous voyons mal comment Fries aurait pu séparer ces différentes récoltes macroscopiquement aussi proches; seul, *mitissimus*, plus pâle, plus mince, papillé et doux, peut être assez facilement isolé.

Il serait donc intéressant de savoir si notre *lacunarum* non paludicole (à lait jaunissant) est quelque chose d'exceptionnel, ou si, tout au contraire, il se retrouve plus communément en certaines régions (notons tout de même que pour Fries, *aurantiacus* était un champignon rare).

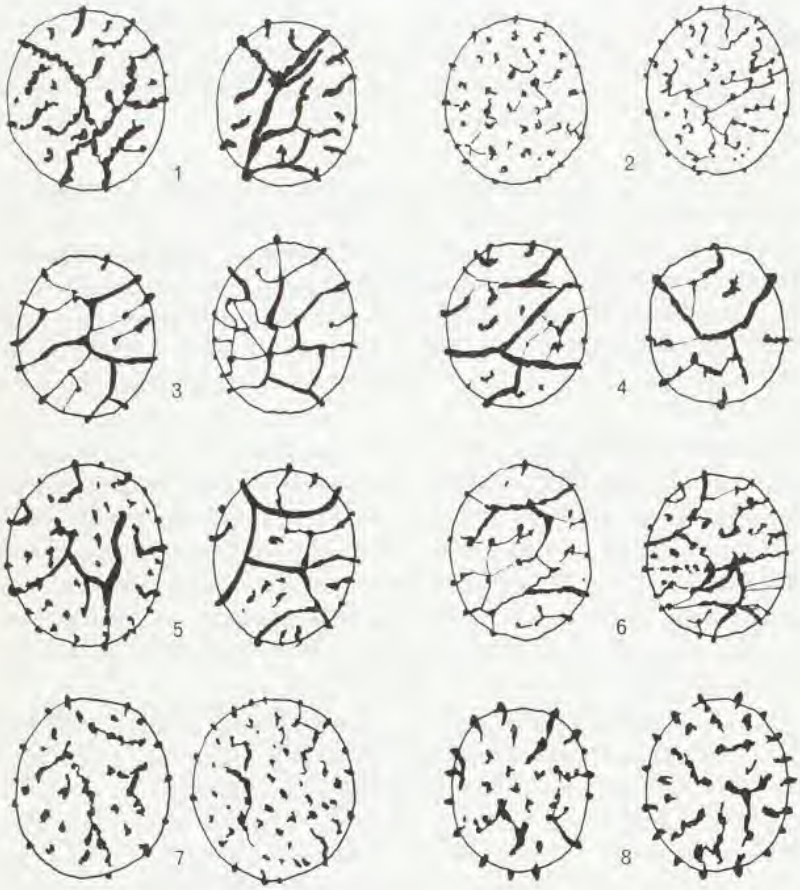
Pour cela, il faudrait donc examiner systématiquement toutes les récoltes de ce groupe *aurantiacus* pour contrôler un jaunissement possible de la couleur du lait.

Cette hypothèse, qui ferait de *lacunarum* une variété d'*aurantiacus* Fr. est assez amusante, mais elle nous amène à en formuler une seconde, que certains trouveront peut-être encore plus révolutionnaire, mais qui nous est venue à l'esprit en relisant Fries: pourquoi le lactaire *cremor* (à lait soi-disant crémeux), à chapeau ponctué de taches sombres, qui est décrit juste après *aurantiacus*, et qui est resté jusqu'ici inconnu, ne serait-il pas *lacunarum*, tel que nous le connaissons, avec son chapeau plus brun?

Source : MNHN, Paris

Tout cela n'est évidemment que du domaine de l'imagination, mais dans ce groupe *aurantiacus*, bien des suppositions nous semblent permises, et du reste un des grands avantages de la Mycologie est peut-être justement de laisser encore une part relativement grande aux interprétations, ou tout au moins à l'intuition.

Notons que de nouvelles récoltes de ce *lacunarum* non paludicole, si elles confirmeraient notre hypothèse, n'en laisseraient pas moins subsister une certaine équivoque sur le vrai *aurantiacus* de Fries, qui est, nous l'avons dit, très probablement une



1. *Lactarius aurantiacus*; 2. *Lactarius mitissimus*; 3. *Lactarius aurantiofulvus*; 4. *Lactarius lacunarum*; 5. *Lactarius ichoratus*; 6. *Lactarius tilhymatinus*; 7. *Lactarius rubrocinctus*; 8. *Lactarius fulvissimus*.

Source : MNHN, Paris

espèce collective, car il est peu vraisemblable que Fries ait justement pris comme type ce qui nous semble la plus rare des espèces composant cette espèce collective; il en irait évidemment tout autrement si Fries avait mentionné un quelconque jaunissement du lait de son *aurantiacus*, mais ce n'est pas le cas.

Il nous paraît donc normal de laisser subsister *lacunarum* en tant qu'espèce indépendante, puisque ce lactaire est maintenant bien défini et de conserver le nom d'*aurantiacus* pour désigner, comme nous le faisons, un autre champignon, bien voisin certes macroscopiquement, mais à lait non jaunissant.

L'étude des cuticules n'est pas d'un très grand secours dans ce groupe; on peut assez facilement faire deux grandes séries : dans la première la cuticule montre une zone ayant une structure fortement celluleuse; de rares hyphes minces, cylindracées, sont mêlées à de gros poils aux articles difformes ou largement oblongs, atteignant une épaisseur de 8 à 12 μ.

C'est ce que l'on voit par exemple chez *ichoratus*, *tithymalinus*.

Dans l'autre série, on a affaire à des hyphes plus régulières par leur forme; on peut cependant noter chez *fulvissimus* et *rubrocinctus* un tapis épais d'hyphes enchevêtrées, plus ou moins cylindracées, d'une largeur de 4 à 8 μ, alors que chez *lacunarum*, *mitissimus*, *aurantiacus* et *aurantiofulvus* la proportion d'hyphes minces, de 2 à 4 ou 5 μ, est nettement supérieure et il n'est pas rare alors que ces hyphes forment de véritables couches, des strates, prenant rapidement un aspect plus ou moins gélifié.

Il nous a toutefois semblé que cette apparence stratifiée était plus rare chez *aurantiacus*, où les hyphes sont souvent, au contraire, dressées en palissade, qu'il était plus fréquent surtout chez *aurantiofulvus* et chez *lacunarum*, alors que *mitissimus*, dans une certaine mesure, pouvait former une transition avec *ichoratus*, par la présence, parmi les hyphes minces, de quelques poils relativement épais, atteignant parfois 6 à 8 μ.

Descriptions résumées des espèces mentionnées :

— *Lactarius aurantiacus* Fr.

Espèce d'une taille à peine moyenne, avec un chapeau généralement orné d'un mamelon très obtus disparaissant avec l'âge; à mesure que le champignon grandit, sa couleur passe d'un orange intense et assez sombre à un bel orangé clair, finalement un peu fauve, de nuance très uniforme.

Cuticule finement granuleuse, un peu chagrinée par le sec, mais très longtemps humide et comme grasse.

Lames étroites, serrées, adnées, nettement crème-roussâtres, puis roussâtres, se marquant un peu de roux dans les blessures.

Source : MNHN, Paris

Pied assez mince, souvent fusiforme, entièrement orangé, d'abord un peu plus clair que le chapeau, finalement concolore quand celui-ci a pâli; au début, un peu plus clair vers la base, qui fonce ensuite vers un orange sombre n'atteignant jamais le violet.

Chair à très légère odeur non désagréable, à saveur assez nettement âcre-amère dans la gorge; lait blanc, non jaunissant, un peu amer.

Spores assez grosses, parfois légèrement oblongues, (8) 9 × 8 (7) μ; ornementation sans lignes fines, sans réticulation nette, avec des crêtes dispersées faites de verrues caténulées.

Cuticule terminée par une couche d'hyphes assez minces, 2-5 μ, plus ou moins redressées et emmêlées, ne formant pas de tapis, et dépassant d'une couche de poils difformes mêlés aux sphérocystes.

Surtout sous feuillus, peut-être parfois sous conifères, mais semble être principalement lié à des climats de montagne, à des lieux assez humides.

— *Lactarus mitissimus* Fr.

Espèce à peine moyenne, à chapeau rapidement étalé-flexueux, avec des formes irrégulières, finalement déprimé en une large coupe, d'un bel orange vif mais assez clair, pour ainsi dire constamment orné au centre d'une petite papille, au début un peu en relief, puis ne se signalant guère qu'en formant une petite tache plus sombre.

La cuticule a d'abord un aspect lisse et humide, mais devient rapidement sèche et presque mate, sans changer jamais beaucoup de couleur.

Lames serrées, adnées, d'abord avec une teinte un peu saumonée, presque avec un reflet rosâtre, puis devenant rousses.

Pied généralement peu court, souvent difforme, tordu, d'une couleur assez uniforme, légèrement plus pâle que le chapeau.

Chair complètement douce, inodore; lait parfaitement doux, blanc et non jaunissant.

Dans un bois mêlé, relativement sec et clair, dans un mélange de pins, de bouleaux et de petits chênes.

Spores (9) 8 × 7 μ, seulement ornées d'une fine ponctuation d'épines fines minces, denses, irrégulières, peu soudées entre elles, mais avec parfois quelques courtes lignes reliantes fines.

Cuticule se terminant par une couche, parfois en tapis, d'hyphes épaisses de 2 à 6 μ, plus ou moins gélifiées, surmontant une couche d'hyphes plus larges et de poils transparents atteignant 8 à 10 μ.

— *Lactarius aurantiofulvus* Blm, nov. nom. (= *mitissimus* auct. plur.).

Chapeau rarement grand, parfois relativement épais, d'une couleur généralement uniforme, plutôt fauve que vraiment orangé, non zoné, parfois avec un léger mamelon obtus, puis se déprimant assez nettement.

Cuticule lisse et brillante, comme grasse, mais non visqueuse, devenant un peu rimeuse en séchant, se colorant avec l'âge plus nettement en fauve vers la marge et de rougeâtre vers le centre.

Lames roussâtres, souvent assez peu serrées, adnées.

Pied lisse et brillant, à peu près concolore au chapeau ou un peu plus foncé.

Chair inodore, non âcre, ni douce franchement, mais toujours plus ou moins désagréable, à la fois un peu âcre et amère; lait blanc, immuable, presque doux, rarement un peu âcre.

Spores (9) 8 × 7 μ, à réseau souvent complet de lignes fines et épaisses, aux mailles parfois denses.

Cuticule terminée par une couche d'hyphes étalées, en tapis, formée d'hyphes de 4 à 6 μ, couchées, stratifiées, plus ou moins gélifiées.

Semble presque uniquement lié aux épicéas.

— *Lactarius lacunarum* Romagn.

Espèce à peine moyenne, à chapeau d'abord très régulier puis s'étalant en se déprimant légèrement et en devenant flexueux, nettement hygrophane; au début sombre, fauve foncé, fauve-orange, puis pâlissant à fauve-roussâtre, devenant parfois orange-rouillé, se maculant vers la marge de points plus colorés.

Source : MNHN, Paris

Lames moyennement espacées, souvent assez nettement décurrentes, d'abord d'un roux léger, puis fonçant jusqu'à fauve-rouille.

Pied court ou long, très coloré, fonçant avec l'âge jusqu'à brun-rouille, mais sans devenir violet.

Chair un peu rousse à légère odeur vaguement fruitée, à saveur âcre-amère dans la gorge au bout d'un moment; lait âcre-amer, blanc, ne jaunissant qu'à peine s'il est isolé, mais nettement en deux minutes environ sur un mouchoir.

Spores (7) 8 × 7 μ, assez petites, plus ou moins parcourues par des crêtes épaisses, espacées, généralement peu longues; plus rarement avec une réticulation plus marquée.

Cuticule avec des hyphes irrégulières entremêlées d'hyphes minces, de 2 à 5 μ, formant souvent une couche étalée en tapis.

Toujours dans les lieux très humides, presque uniquement sur le bord ou à quelques mètres des mares, sous feuillus.

Pourrait exceptionnellement pousser dans des endroits beaucoup plus secs, et se présenter alors sous des aspects bien plus vivement colorés.

— *Lactarius ichoratus* Fr.

Espèce relativement robuste, parfois à léger mamelon, d'aspect sec et mat, avec une cuticule ruguleuse, souvent un peu ridée au centre, d'une couleur générale assez sombre, brun-orange sale, brun-fauve, isabelle finalement, avec un centre brouillé de brun, et çà et là quelques taches un peu purpuracées.

Lames serrées, d'un léger roux, puis brun rougeâtre.

Pied fauve pâle, marqué à la base de traînées purpurines, se colorant de plus en plus au point de devenir finalement presque entièrement fauve-violacé.

Chair douce et inodore; lait blanc et immuable.

Spores (10) 9 × 8 μ, ornées d'épines assez épaisses, reliées par des crêtes plus ou moins longues, mais épaisses.

Cuticule avec de gros poils formés d'articles difformes, épais de 5 à 10 μ, mêlés à quelques hyphes plus minces.

Sous feuillus.

— *Lactarius tithymalinus* Fr.

Espèce moyenne, nettement brune (*Boletus edulis*), parfois ridulée au centre, puis pâlissant à fauve roussâtre, quelquefois avec un léger mamelon pointu.

Lames serrées, blanchâtres, puis roussâtres, adnées presque un peu décurrentes.

Pied assez long et fusiforme, d'abord clair, fauve pâle, un peu taché de pourpre en bas et à chair saumonée dans l'intérieur, puis devenant fauve.

Chair à très légère odeur fruitée, très nettement à la fois âcre et amère; lait blanc, immuable, âcre-amer.

Spores (8) 9 × 7 μ, à ornementation peu dense, mais assez réticulée parfois, avec quelques crêtes et des lignes fines.

Cuticule terminée par une couche plus ou moins nette d'hyphes cylindracées, de 4 à 5 μ mêlées à des hyphes difformes, épaisses, parfois plus ou moins oblongues et larges de 8 à 12 μ.

Sous feuillus.

— *Lactarius rubrocinctus.*

Espèce souvent robuste, vite déprimée largement, à chapeau brun-orange pâlissant à fauve-roussâtre, d'aspect rugueux.

Pied fauve pâle, un peu incarnat, se tachant de roux assez sombre avec l'âge; il comporte d'abord, en haut, une zone plus claire, qui est bordée par une sorte d'anneau plus sombre; avec le temps, la zone claire se rétrécit et la bague colorée monte et finit par atteindre la base des lames.

Lames roussâtres, se maculant de plus sombre dans les blessures.

Chair douceâtre; lait blanc, à peine un peu séreux, doux; odeur faible mais peu agréable rappelant *R. foetens.*

Spores 9 × 8 μ, ponctuées de verrues peu hautes, parfois soudées en de courtes crêtes, sans lignes fines.

Cuticule terminée par de grosses hyphes, généralement dressées, larges de 4 à 8 μ, plus ou moins clavulées ou cylindracées.

Sous feuillus.

Source : MNHN, Paris

— *Lactarius fulvissimus* Romagn.

Espèce souvent robuste, vite déprimée, à cuticule mate et rugueuse, d'abord fauve-orange, orange intense, avec un centre à peine plus fauve, mais rarement unicolore, puis se décolorant vers la marge en prenant des tons parfois jaune vif ou jaune d'or (comme *Clitocybe aurantiacus*).

Lames rousses, puis concolores au chapeau, presque un peu décurrentes.

Pied concolore au chapeau, assez épais, à peine plus pâle en haut parfois, non taché de rougeâtre en bas.

Chair douceâtre, à légère odeur de punaise.

Spores 8 × 7 μ, à ornementation épaisse et saillante d'épines isolées, parfois un peu irrégulières et se soudant en formant de petites crêtes dispersées, peu denses; sans réticulation fine.

Cuticule avec de fortes hyphes épaisses de 4 à 8 μ, enchevêtrées.

Sous feuillus surtout, mais pas uniquement.

Source : MNHN, Paris

Données récentes sur la Génétique des Champignons supérieurs

(Ascomycètes et Basidiomycètes)

Par Patrick JOLY (Paris).

■

Introduction.

L'étude génétique des Champignons supérieurs n'a pratiquement débuté qu'un peu avant 1930, avec les travaux de Betts (23), de Newton (300) et de Shear et Dodge (386), portant respectivement sur l'*Ascobolus carbonarius* Karst., le *Coprinus lagopus* (Fr.) Fr. et le *Neurospora crassa* Shear et Dodge. Après avoir vérifié, dans une première phase, que les modalités générales de l'hérédité chez les Champignons étaient comparables à celles déjà connues par ailleurs, les généticiens ont employé ces derniers dans leurs recherches, au même titre que les autres organismes.

Dans certains cas, les Ascomycètes ou les Basidiomycètes ont pu être très largement utilisés : lorsque certains de leurs caractères en faisaient un matériel de choix pour une expérimentation précise. Toutefois, leur étude ne constitue pas pour autant une branche autonome de la Génétique : beaucoup, parmi les phénomènes observés ici, n'ont pu être clairement expliqués qu'à la lumière de résultats acquis chez les Plantes supérieures, les Bactéries ou les Animaux; la réciproque est d'ailleurs tout aussi vraie et la plupart des données génétiques qui apparaissent actuellement bien établies résultent de la confrontation de travaux effectués sur des êtres vivants appartenant à tous les groupes systématiques.

Deux problèmes, cependant, sont plus particulièrement spécifiques des Champignons, car ils intéressent des caractères propres à ce groupe : l'étude des facteurs de compatibilité d'une part, celle du pouvoir pathogène d'autre part. Aussi, dans cette mise au

Source : MNHN, Paris

point, nous traiterons assez rapidement des acquisitions récentes portant sur les problèmes de Génétique générale, chromosomique et non chromosomique, en nous bornant, dans les exemples que nous citerons, aux travaux effectués chez les Champignons supérieurs.

Nous développerons ensuite plus en détails les résultats obtenus par l'étude génétique des facteurs de compatibilité et du pouvoir pathogène, en faisant ressortir les informations qui en découlent pour nos connaissances en ce qui concerne la nature et les caractères de ces phénomènes.

L'hérédité chromosomique.

Les premiers résultats acquis dans l'étude des Champignons supérieurs furent de constater que le mode usuel d'hérédité des caractères les plus divers (60, 61, 83, 115, 119, 120, 175, 193, 297, 348, 447, etc...) était gouverné par les mêmes lois fondamentales que celles observées chez les autres organismes : la plupart des facteurs sont hérités selon le mécanisme chromosomique classique, faisant intervenir les notions de pureté des gamètes, de ségrégation mendélienne indépendante avec des fréquences déterminées de pré- et de post-réduction, de groupes de linkage et de crossing-over, etc...

La possibilité de répartir les divers caractères mutants connus chez une espèce donnée en groupes de liaisons à structure linéaire, dont les distances séparant chaque locus du centromère sont proportionnelles aux fréquences de crossing-over, ont naturellement conduit à entreprendre, comme chez les autres groupes d'êtres vivants, la construction de cartes chromosomiques. Chez les *Neurospora* (106), Champignons les mieux connus à ce sujet, il existe 7 groupes de liaisons correspondant aux 7 chromosomes que les cytologistes ont pu identifier (64, 69, 87, 105, 243, 251, 389). En utilisant les méthodes expérimentales mises au point chez les *Neurospora* (7, 396), on a également pu établir des cartes, encore partielles, chez des espèces telles que le *Glomerella cingulata* (Stonem.) Spauld et Schrenk. (437, 439), le *Saccharomyces cerevisiae* Hansen (240), le *Sordaria fimicola* (Rob.) Cesati et de Notaris (95) et le *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint.

Ce travail a été présenté comme seconde thèse de doctorat ès-Sciences Naturelles, le 24 janvier 1964 devant la Faculté des Sciences d'Orsay.

Source : MNHN, Paris

(30, 33, 73, 385) parmi les Ascomycètes, ou telles que le *Coprinus radiatus* (Bolt. ex Fr.) Gray (329), le *Schizophyllum commune* Fr. (342) et l'*Ustilago maydis* (DC.) Corda (163) chez les Basidiomycètes.

Toutefois, si l'intervention du mécanisme chromosomique dans les phénomènes héréditaires des Champignons supérieurs apparaît maintenant tout aussi hors de doute que chez les autres organismes, il devint évident, chez les Ascomycètes en particulier, qu'il pouvait y avoir production de tétrades inexpliquables par la seule théorie chromosomique classique.

Les échanges non-réciproques : la conversion de gène.

Lindegren (241) fut le premier à attirer l'attention sur ces tétrades dont l'existence ne pouvait être attribuée ni à une mutation (308), ni à un crossing-over puisqu'il n'existe pas de recombinant réciproque (231, 242, 264, 265). Ce phénomène, nommé « conversion de gène » (241), « changement de modèle » (232), « transreplication » (140) ou « transmutation » (16), consiste le plus souvent en l'apparition de ségrégations monofactorielles de type 3 : 1 ou 6 : 2 dans lesquelles, sur les 4 cellules-filles issues de la méiose, 3 ressemblent à l'un des parents, 1 seulement étant du type de l'autre. On en connaît des exemples chez les *Neurospora* (53, 264, 265, 266, 397, 398), mais aussi chez l'*Ascobolus immersus* Pers. (= *Dasyobolus immersus* (Pers.) Sacc.) (244, 356, 357), l'*Aspergillus nidulans* (Eidam) Wint. (406), le *Saccharomyces cerevisiae* (241, 365), le *Sordaria fimicola* (214, 215, 306, 308), etc...

La conversion de gène a été successivement interprétée de diverses façons: on en a fait le résultat d'une « mutation dirigée » d'un gène vers un état identique à celui de son allèle présent dans le chromosome homologue (242, 264, 265), ou celui d'un crossing-over intragénique (383), soit encore la conséquence d'une inversion de copie (234) ou d'un changement de modèle (265) lors de la duplication des molécules d'acide désoxyribonucléique.

Selon cette dernière théorie, élaborée par Lederberg (232) et développée par Freese (130, 131), des échanges entre groupes de gènes homologues peuvent se produire au moment de la synthèse des nouvelles chaînes d'acide désoxyribonucléique, lorsque ces dernières sont accolées aux chaînes parentales servant de modèle. Si celles-ci sont suffisamment rapprochées lors de la duplication,

Source : MNHN, Paris

on peut concevoir que la synthèse d'une nouvelle chaîne, ayant débuté sur l'un des modèles, se poursuive accidentellement sur l'autre pendant une durée plus ou moins longue. A condition que les synthèses des deux chaînes-filles ne soient pas exactement synchrones et que le segment nouvellement synthétisé se détache assez rapidement de son modèle pour laisser la place à une seconde copie, un court segment d'un des chromosomes pourra être reproduit deux fois alors que son homologue ne le sera pas. La double copie d'un même modèle ne semble pouvoir se réaliser que sur un espace très court. Si la chaîne qui a subi le changement de modèle fait alors retour à son modèle primitif, on observera une conversion de gène banale : la première des nouvelles chaînes ressemblera à l'une des chromatides initiales, sauf pour un très court segment qui sera copié sur l'autre parent; la seconde chaîne reste une reproduction intégrale de ce dernier. Dans la presque totalité des cas, la double copie ne semble intéresser qu'un seul gène pour la simple raison que la longueur sur laquelle elle se produit est inférieure à la distance séparant deux gènes marqueurs ordinaires.

Par contre, si la chaîne soumise à un changement de modèle ne fait pas retour à sa chromatide initiale, elle continuera à être copiée sur la seconde qui ne sera plus disponible comme modèle pour l'autre nouvelle chaîne. La synthèse de cette dernière se fera alors par copie du premier modèle: l'inversion devient réciproque et l'on tombe dans le cas du crossing-over. Dans cette théorie, le crossing-over n'est plus exactement réciproque puisqu'il se trouve alors précédé par une très courte zone de double copie, habituellement non détectée car ne renfermant pas de gènes marqueurs.

L'étude des rapports entre la conversion de gène et le crossing-over a pu être poussée plus loin et fournir des renseignements intéressants sur la structure fine des gènes à l'aide de travaux effectués sur des mutants à ascospores incolores chez des Ascomycètes phaeosporés tels que le *Sordaria fimicola* (Olive et ses collaborateurs) ou l'*Ascobolus immersus* (Rizet et ses collaborateurs) : la possibilité de vérifier directement sur l'asque le phénotype de chaque spore permet une analyse rapide des tétrades (26, 306, 347, 454) et autorise l'étude d'un très grand nombre d'asques résultant de chaque hybridation. Les asques recombinés issus de croisements entre deux mutants porteurs chacun d'un gène marqueur différent, mais conduisant au même phénotype

Source : MNHN, Paris

de « spores incolores », renferment généralement 2 ascospores sauvages, noires, et 6 ascospores incolores; ils sont donc immédiatement détectables parmi la masse des asques à loci mutants non recombinés qui renferment 8 ascospores incolores. L'étude génétique de la descendance renseigne alors sur l'origine de la recombinaison : c'est un crossing-over s'il existe des recombinants double-mutants parmi les 6 ascospores incolores; dans le cas contraire, c'est une conversion de gène.

LES RAPPORTS ENTRE LA CONVERSION DE GÈNE ET LE CROSSING-OVER.

En étudiant ce problème à l'aide de mutants à spores incolores de l'*Ascobolus immersus*, RIZET, LISSOUBA et leurs collaborateurs (244, 245, 355, 356, 357) ont établi que les divers sites mutants conduisant au même phénotype pouvaient se répartir en une trentaine de « séries » correspondant chacune à un locus complexe. Dans les loci correspondant à certaines de ces séries linéaires de sites, les recombinaisons ne s'opèrent pas selon le mécanisme classique du crossing-over, mais suivant un processus du type « conversion de gène ». Dans les asques issus de croisements entre mutants d'une même série, et qui ségrègent selon le type 6 : 2, les 2 spores foncées sont sauvages, les 6 spores incolores se répartissant en 2 spores identiques à l'un des parents (« parent minoritaire ») et 4 identiques à l'autre (« parent majoritaire »). Le plus souvent, chez tous les asques 6 : 2 issus d'un même croisement, le parent majoritaire est toujours le même : celui qui occupe, dans la carte linéaire des sites, l'emplacement le plus rapproché d'une extrémité déterminée. Le court segment de chromosome porteur d'une telle série, apparemment polarisée vis-à-vis du mécanisme de conversion, est nommé un « polaron ». Un seul polaron, ainsi défini, n'englobe pas la totalité des sites mutants d'une même série, ce qui ressort de l'existence de mutants vis-à-vis desquels la polarité de la carte des sites ne joue pas : certaines des séries de mutants se révèlent constituées d'au moins deux polarons, séparés par une discontinuité correspondant à une « structure de liaison », sur laquelle ou très près de laquelle se localisent les crossing-over. RIZET et LISSOUBA interprètent leurs résultats à l'aide des modèles théoriques de FREESE (130, 131) et de TAYLOR (274, 417, 418) selon lesquels le chromosome serait constitué par la juxtaposition de particules d'acides désoxyribonucléiques reliées par des structures particulières (« strong

Source : MNHN, Paris

bounds » ou « protein links ») au niveau desquelles se produiraient les crossing-over, comme dans le cas des structures de liaison situées entre les polarons.

Sur le polaron, un seul type d'échange est possible : l'échange non réciproque, probablement du type changement de modèle. La replication débute toujours par la même extrémité et progresse jusqu'à la structure de liaison. Si un changement de modèle se produit en un point quelconque du polaron, il en résulte une double replication qui se poursuivra sans interruption jusqu'à la structure de liaison. Elle peut progresser au-delà ou s'arrêter, la copie revenant alors à son modèle original; le second échange, réciproque (crossing-over) ou non, est ainsi associé au premier événement comme dans le modèle de LEDERBERG (232) et FREESE (130, 131). Selon les termes de LISSOUBA (244), le polaron apparaît comme « la plus petite partie du matériel génétique sur laquelle la double replication peut se poursuivre sans interruption, car la prémunition contre le crossing-over, c'est-à-dire contre les échanges réciproques, cesse au niveau des structures de liaison ». Les deux processus sont donc bien distincts, puisque localisés en des points différents, ce qui n'apparaissait pas dans l'hypothèse de LEDERBERG et FREESE. Toutefois, le crossing-over devient moins fortuit puisque lié dans une certaine mesure à une conversion antérieure.

Il reste encore des points à éclaircir dans cette hypothèse. En particulier, on ignore encore si le polaron, comme les « particules » d'acide désoxyribonucléique de TAYLOR et FREESE correspondent ou non à des macromolécules. On ne sait pas non plus si la polarité observée chez le polaron s'étend à l'ensemble du chromosome, et tous les problèmes posés par l'« interférence négative » (excès d'échanges doubles ou multiples constatés par rapport aux fréquences attendues) ne sont pas résolus. En outre, on ne possède encore aucune donnée cytologique sur l'existence éventuelle d'appariements chromosomiques au moment de la replication des molécules d'acide désoxyribonucléique; les seuls appariements connus ont lieu au pachytène, c'est-à-dire à un stade où la synthèse de ces acides est déjà terminée. On ne peut guère actuellement comparer les structures de liaison qu'aux « zones localisées d'appariement prézygotène », à fréquence anormalement élevée de crossing-over, proposées par PONTECORVO (323), TAYLOR (418) et PRITCHARD (330). Malgré toutes les inconnues qui subsistent, la définition du polaron et la mise en évidence des structures de

Source : MNHN, Paris

liaisons constituent une étape importante dans l'étude de la structure intime des gènes et dans les rapports existant entre la conversion et le crossing-over.

Le mode d'action des gènes.

Chez les Champignons supérieurs, comme chez les autres organismes, les gènes sont répartis linéairement sur les chromosomes, chacun d'entre-eux correspondant à un très court fragment de l'un de ces derniers. Outre les résultats importants qu'elles ont apporté dans l'étude des synthèses biologiques, les recherches effectuées sur les mutants biochimiques ont fourni des indications sur le mode d'action des gènes au sein de la cellule.

En décomposant les chaînes des synthèses biologiques en étapes élémentaires, on a pu voir que les mutations affectant le même gène bloquaient les réactions chimiques aux mêmes stades. Plusieurs gènes participent généralement à la même réaction globale, mais chacun en régit une étape particulière en déterminant la synthèse d'une enzyme spécifique. Poussée plus loin, l'analyse des mécanismes a révélé une situation encore plus complexe. Dans la synthèse de plusieurs enzymes protéiniques, Jacob et Monod (184) ont pu distinguer chez des Bactéries un double déterminisme génétique : un « gène de structure » spécifique est responsable de la nature de la protéine enzymatique synthétisée, mais il existe 1 ou plusieurs « gènes régulateurs » qui gouvernent l'action du premier par l'intermédiaire d'un répresseur. Dans la majeure partie des cas, il semble bien qu'un gène de structure ne détermine que la nature d'une enzyme particulière (54, 107, 139, 184). Parfois même, la production d'une enzyme peut être déterminée par plusieurs gènes : c'est le cas de l'isomérase α/β-hydroxy-β-carboxy-isocaproate, constituée de deux chaînes polypeptidiques codées chacune par l'un des gènes *Leu-2* et *Leu-3* chez le *Neurospora* (148). Par contre, les gènes régulateurs ont souvent un effet pleiotrope, les mutations qui les inactivent pouvant affecter simultanément la synthèse de plusieurs protéines. Chez les Champignons supérieurs, on trouve des processus identiques, mais l'action du gène régulateur peut, au moins dans certains cas, s'exercer sur l'expression de l'activité enzymatique plutôt que sur la formation même de l'enzyme (408, 451).

S'ils sont porteurs de caractères biochimiques élémentaires, les gènes se sont révélés être de structure complexe. Dès les pre-

Source : MNHN, Paris

mières recherches, on avait utilisé les tests de complémentation, consistant à réunir par croisement ou, plus fréquemment, par formation d'un hétérocaryon, deux génomes porteurs de mutants conduisant au même phénotype biochimique : si l'organisme qui en résulte est de type sauvage, les deux mutants sont dits « complémentaires ». A l'origine, on avait admis le principe que la complémentation entre deux mutants biochimiques à phénotypes similaires indiquait un non-allélisme, son absence établissant, au contraire, que les deux gènes mutés étaient allèles. En réalité, si l'absence de complémentation indique toujours une grande proximité, sinon une identité des deux loci, la réciproque n'est pas toujours vraie. On s'aperçut rapidement que, dans certains cas, la complémentation pouvait aussi se réaliser entre mutants porteurs de déficiences situées en un même locus (53, 54, 148, 449, 451, etc...) : deux gènes de structure allèles, déficients par suite de mutations (et non de délétions), s'ils sont disposés dans la configuration *trans* peuvent ainsi montrer une « complémentation inter-allélique » (55, 107, 139, 148).

En formant toutes les combinaisons possibles entre les divers mutants connus d'un même locus, on a pu construire des cartes de complémentation (54, 148, 449, 450, 451), dans lesquelles les loci mutants apparaissent comme des segments disposés en une séquence linéaire et peuvent se recouvrir partiellement (mutants non complémentaires) ou non (mutants complémentaires) : seules les déficiences qui ne montrent aucun recouvrement entre elles peuvent se complémenter.

Les processus de la complémentation inter-allélique ne sont pas encore clairement connus, mais ils semblent faire intervenir dans le cytoplasme des interactions entre les produits des gènes déficients, probablement des polypeptides (449). Ces interactions peuvent comprendre des phénomènes de dissociation et de recombinaison intéressant deux ou plusieurs chaînes de polypeptides appartenant à une seule protéine et montrant, chacune en des points différents, des anomalies qui les inactivent. Cette hypothèse a été utilisée pour tenter d'expliquer la complémentation entre mutants appartenant au locus *ad-4* du *Neurospora* et ne montrant pas d'activité adénylosuccinase (449, 450). Fondé sur les possibilités de dissociation réversible de certaines protéines en quelques-uns des polypeptides qui les composent (18, 68, 156, 346, 388), un tel processus expliquerait les possibilités de réaliser une complémentation partielle *in vitro* avec des homogénats de

Source : MNHN, Paris

mutants distincts mais situés au même locus *ad-4* du *Neurospora* (449). Toutefois, la présence apparente de nombreuses unités fonctionnelles aptes à muter distinctement au locus *ad-4* (449, 450) aussi bien qu'au locus *pan-2* du même *Neurospora* (53, 54) rend difficile une simple hypothèse de dissociation-recombinaison. Sa forme la plus simple demanderait en outre que l'enzyme présente dans les hétérocaryons complémentés soit identique à celle du type sauvage, ce qui ne semble pas être toujours le cas (54). Enfin, si certains mutants semblent produire une enzyme normale altérée (75, 269, 407, 408), il y a des cas où l'altération apparaît telle qu'aucun moyen employé (étude des caractères physico-chimiques et sérologiques) ne permet de reconnaître une analogie quelconque avec l'enzyme normale (269, 407, 409) : on conçoit mal qu'elle puisse participer à un tel processus de dissociation-recombinaison pour produire une enzyme de type sauvage.

On a également envisagé que la complémentation inter-allélique puisse résulter d'une union éventuelle entre deux parties d'une chaîne polypeptidique, ces deux parties étant différentes, individuellement incomplètes et non fonctionnelles. Leur union restaurerait la fonction enzymatique comme cela semble se produire dans le cas de la ribonucléase (346). Malheureusement, ce mécanisme paraît difficilement compatible avec le nombre et le mode de distribution des mutants complémentaires au locus *pan-2* (54) et avec l'existence chez certains mutants d'enzymes nettement distinctes des enzymes normales (148). Case et Giles (54) envisagent enfin une sorte d'interaction coopérative dans une molécule d'enzyme-polymère, comprenant deux chaînes polypeptidiques possédant des défectuosités en des points différents.

L'établissement des cartes de complémentation (test fonctionnel non génétique qui établit une séquence linéaire des mutants alléliques suggère fortement que ces cartes peuvent refléter l'organisation linéaire du gène en même temps que celle de son produit. On a pu les comparer aux cartes génétiques de ces mêmes loci, dérivées des analyses de recombinaisons : les deux séquences linéaires de mutants, obtenues par des méthodes distinctes, concordent souvent mais il existe des irrégularités (54, 451, etc...).

Dans la plupart des hypothèses courantes sur la nature de l'information génétique transmise par les gènes, on considère que la séquence de base d'un segment particulier d'acide désoxyribonucléique sert de code pour l'établissement, par l'inter-

Source : MNHN, Paris

médiaire d'une chaîne d'acide ribonucléique, d'une séquence correspondante des acides aminés dans une chaîne polypeptidique. Cette dernière subit ensuite un enroulement qui achève la structure tertiaire de la molécule de protéine finale fonctionnelle. L'ordre et les positions relatives des mutants sur la carte génétique devraient correspondre à ceux des régions altérées le long de la chaîne polypeptidique : les deux séquences devraient être colinéaires. Si le processus de complémentation inter-allélique comprend des interactions entre les chaînes de polypeptides étendues, on devrait observer une colinéarité entre les deux cartes, génétique et de complémentation (54). Par contre, si la complémentation comprend des interactions entre les molécules de polypeptides déjà partiellement ou totalement enroulées, on peut s'attendre à trouver des exceptions puisque la complémentation ferait intervenir des interactions entre des structures à 3 dimensions alors que la carte génétique est à une seule dimension. Les exceptions à la colinéarité entre les deux cartes d'un locus donné pourraient résulter d'une situation de ce genre. Dans le cas du locus *pan-2* du *Neurospora*, les deux cartes ne sont colinéaires que sur une moitié de leur longueur, les exceptions étant toutes groupées sur la seconde : ce peut être l'indice d'une absence d'enroulement à l'une des régions terminales de l'enzyme protéique intéressée (54).

Le gène apparaît ainsi constitué de plusieurs unités fonctionnelles, capables de muter séparément pour entraîner des modifications qualitatives de la nature de l'enzyme produite, mais se reflétant par des variations quantitatives d'une fonction biochimique donnée (453). Ce fait, joint à la large répartition apparente du phénomène de complémentation inter-allélique chez les Champignons supérieurs, soulève le problème de la définition d'une unité génétique fonctionnelle. Le test opérationnel utilisé dans l'étude de la complémentation est le même test *cis-trans* qu'a employé Benzer (21, 22) pour définir le « cistron » comme unité de fonction. Toutefois, il semble prématuré et difficile d'appliquer ici ce test pour délimiter une unité fonctionnelle, définie comme contrôlant la synthèse d'une seule enzyme (139) : ceci, en particulier, à cause des exceptions à la colinéarité entre les deux cartes et de l'existence de recouvrements entre les diverses régions du locus (54).

Source : MNHN, Paris

L'hérédité non chromosomique.

Si le transport par les chromosomes de l'essentiel de l'information génétique est maintenant un fait bien acquis, il n'en demeure pas moins que d'autres éléments de la cellule peuvent supporter des éléments héréditaires. Les caractères les plus marquants de ces derniers sont, d'une part, une absence de ségrégation à la méiose, donnant une hérédité maternelle (mutants « poky » (267) du *Neurospora*) ou non et d'autre part une haute fréquence d'apparition des variants comparativement aux mutants géniques. En outre, lorsqu'on connaît des facteurs physiques ou chimiques externes capables de provoquer une modification héréditaire non chromosomique, leur action est spécifique et hautement efficace, à l'inverse de celle des agents mutagènes (235). Enfin, la plupart des variants connus apparaissent brutalement en cours de croissance, formant des secteurs dans les cultures. Plusieurs hypothèses ont été avancées sur la nature de ce type d'hérédité.

La théorie des plasmagènes.

On fait intervenir ici l'existence éventuelle dans le cytoplasme de structures codifiées douées de continuité génétique. A la différence des gènes, leur division ne serait pas synchronisée avec celle de la cellule et elles seraient réparties plus ou moins au hasard lors de la cytodiérèse. Il s'ensuit que leur nombre varie et que, s'il tombait à zéro, une des deux cellules-filles résultant de la mitose n'en recevant pas, leur perte serait irréversible. Toutefois, chez l'*Aspergillus glaucus* Link (189, 190) les variations continues de certains caractères culturaux (taux de germination, vitesse de croissance, pigmentation et densité des périthèces) paraissent s'accompagner d'un changement dans les proportions de ces éléments cytoplasmiques hypothétiques, mais aucun ne se perd puisque l'on peut revenir aux phénotypes initiaux en faisant une sélection inverse de celle qui a fourni les variants.

Sous sa forme simple, la théorie des plasmagènes a pu être illustrée par l'existence des variants « petites colonies neutres » chez le *Saccharomyces cerevisiae* (100, 101, 416) ; incapables d'utiliser l'oxygène par suite d'une carence en certaines enzymes telles que la deshydrogénase succinique et la cytochrome-oxydase, ces variants vivent en anaérobiose (102, 391, 392). Dans ce cas, comme dans celui des variants « poky » du *Neurospora* (268), la

Source : MNHN, Paris

perte d'un complexe enzymatique normalement localisé dans les mitochondries a pu être interprétée comme signifiant la perte d'un certain type spécifique de mitochondries (102). Cette conclusion semblait appuyée sur l'apparition de cellules variantes végétatives, bourgeonnées par des cellules normales : on pouvait en effet penser que les particules cytoplasmiques en question n'étaient pas transmises à la cellule-fille; l'irréversibilité de la variation pouvait alors résulter de la perte définitive de ces particules. Enfin, dans les croisements cellule « normale » × cellule « petite colonie neutre », la descendance était uniformément de phénotype normal : ce qui était interprété par le fait que les particules cytoplasmiques provenant de la cellule-mère « normale » suffisaient à suppléer leur absence chez le partenaire variant.

Le problème apparut rapidement beaucoup plus complexe et incompatible avec la seule théorie des plasmagènes, d'abord par la découverte des variants « petites colonies ségrégantes » (56) dont les facteurs cytoplasmiques sont normaux mais inactivés par un gène récessif, puis par celle des « petites colonies suppressives » (103). Croisées avec des cellules « normales » ces dernières ne fournissent plus une descendance normale : la génération F_1 est constituée de zygotes du type « petite colonie ». En outre, les deux états « neutre » et « suppressif » peuvent se transformer l'un en l'autre, le sens usuel étant « suppressif » → « neutre » et l'état neutre atteint de cette façon ne paraît plus réversible. Toutefois, les « néo-petites » sont neutres au début puis deviennent suppressives pour ensuite dériver éventuellement vers un état neutre stable. L'existence des « petites colonies suppressives » est inconciliable avec l'hypothèse des plasmagènes en particulier, car on ne voit pas quel mécanisme entraînerait chez le zygote la disparition des particules cytoplasmiques présentes chez l'un des parents (235).

Les théories épigénétiques.

Pour remplacer l'hypothèse des plasmagènes qui fait appel à l'existence de particules à action génétique, on a élaboré des théories dites « épigénétiques » dans lesquelles le déterminant cytoplasmique ne transmet pas une information génétique, mais modifie les modalités d'expression des structures codées selon un nombre limité d'états possibles. L'activité des gènes, conduisant à la synthèse de substances spécifiques, est soumise à des méca-

Source : MNHN, Paris

nismes de régulation sur lesquels certains facteurs cytoplasmiques peuvent intervenir. Ces mécanismes comprennent deux possibilités : un contrôle de la synthèse des enzymes par un système d'inducteurs et de répresseurs, liés le plus souvent à des gènes, ou une inhibition de l'activité des enzymes produites. Dans le second cas, l'inhibition joue sur l'activité des molécules enzymatiques et non sur leur concentration dans la cellule; cette dernière dépend du rythme de synthèse ou plus exactement de l'équilibre qui s'établit entre la synthèse et la destruction spontanée de la structure fonctionnelle. L'inhibiteur peut être un produit même de l'activité enzymatique, assurant ainsi une sorte de rétro-contrôle de la chaîne de réactions.

Le principe de la théorie des « équilibres de flux » proposée par DELBRÜCK (74) et développée par SZILARD (412), postule que l'hérédité cytoplasmique se situerait au niveau de ces mécanismes régulateurs. Pour en donner un schéma simple, supposons qu'à partir d'un précurseur a, deux réactions soient potentiellement réalisables : l'enzyme A_1 conduit à la synthèse du produit a_1, l'enzyme A_2 à celle de a_2; si la présence de a_1 inhibe l'activité de A_2 et réciproquement celle de a_2 inactive l'enzyme A_1, la physiologie de l'organisme basculera vers une seule des réactions possibles en fonction des concentrations relatives initiales du cytoplasme en enzymes et en répresseurs. Dès qu'une des deux réactions se sera installée de façon prépondérante, elle deviendra vite exclusive : l'état obtenu deviendra stable et, sauf accident, irréversible. Voisine de la précédente, la théorie des « germes » ou « amorces » postule la nécessité de la présence d'un produit d'activité d'un gène pour que ce dernier puisse fonctionner.

La majeure partie des exemples connus d'hérédité non chromosomique chez les Champignons supérieurs paraît résulter de mécanismes épigénétiques plus que de la présence de plasmagènes éventuels, ces derniers devant se mélanger puis ségréger. Dans le cas des mutants du *Saccharomyces cerevisiae* (103, 235, etc...), espèce isogame, le cytoplasme du zygote provient symétriquement des deux parents : l'hérédité n'est donc pas de type maternel, mais le zygote fait un choix irréversible entre les deux états phénotypiques possibles et l'état adopté ne ségrège jamais à la méiose suivante. Les deux cytoplasmes ne se juxtaposent pas à la façon de deux jeux de matériels génétiques chromosomiques ou comme devraient le faire deux jeux de plasmagènes; ils se fondent en un zygote qui, de manière homogène, bascule irréversiblement vers un seul des états possibles.

Source : MNHN, Paris

Chez le *Pleurage anserina* (Ces.) Ktze. (20, 270, 349, 353, 358, 359, 360, 374, 375), des réactions d'incompatibilité cellulaire entre souches ne différant que par les gènes allèles *S* et *s* entraînent la formation de barrages lorsqu'on confronte ces souches. La présence du barrage n'empêche pas les croisements si les mycéliums sont de signes différents et l'on observe alors une ségrégation des phénotypes S et s, mais les souches s ainsi obtenues ne forment plus de barrage avec les souches S: elles apparaissent sous un nouvel état sS métastable et capable de se transformer spontanément en s, la transformation étant contagieuse. Il apparaît que l'activité des deux gènes *S* et *s* conditionne la formation respective de deux facteurs d'incompatibilité S et s.

Le facteur cytoplasmique S possède les propriétés d'un élément cellulaire transitoire dont la formation dépend strictement de la présence du gène *S*. Le gène *s* peut se maintenir sous deux états stables, actif (phénotype s) ou inactif (phénotype sS). Il ne serait actif qu'en présence de son produit d'activité, le facteur cytoplasmique s, et automatiquement inactivé en son absence. La transformation sS → s, toujours possible spontanément avec une probabilité faible, s'opère dès qu'on réintroduit le facteur s dans le cytoplasme sS; le caractère contagieux de la variation pourrait donc être dû à un mécanisme épigénétique du second type, la présence du facteur s dans le cytoplasme jouant le rôle d'amorce en activant le gène *s*.

Chez d'autres Champignons tels que le *Pestalozzia annulata* Berk. et Curt. (57), le *Curvularia pallescens* Boed. (70), l'*Helminthosporium victoriae* Meehan et Murphy (236, 237), l'*Aspergillus glaucus* Link (384), etc..., on retrouve des phénomènes de variations cytoplasmiques stables et contagieuses dont le comportement général se rapproche plus ou moins de la transformation sS → s du *Pleurage*. Bien que dans ces cas l'on n'ait pas identifié de gènes en relation avec la modification cytoplasmique, ce sont des mécanismes d'interactions nucléo-cytoplasmiques comparables au précédent qui permettent de comprendre le plus aisément ces phénomènes.

Dans le cas de la « sénescence », étudiée sur le *Pleurage anserina* (254, 255, 256, 257, 258, 350, 351, 352), il semble également que la nature du déterminant se rapproche plus d'un processus épigénétique du type « amorce » ou « équilibre de flux » que d'un modèle à particules autoreproductibles telles que plasmagènes, épisomes (185) ou virus. Il semble que certains phé-

Source : MNHN, Paris

nomènes observés chez les Basidiomycètes puissent relever de processus comparables et les variations sectorielles observées chez le *Schizophyllum commune* Fr. sont également interprétées par PAPAZIAN (313) comme résultant probablement d'un phénomène du type « équilibre de flux ».

Si toutefois, dans l'ensemble, les hypothèses épigénétiques se révèlent être les plus vraisemblables, il n'existe encore aucune interprétation générale des faits observés, dont certains restent encore mal expliqués.

Les facteurs de compatibilité.

Selon WHEELER (438), l'hétérothallisme peut être défini, d'un point de vue génétique, comme étant une condition qui exige, pour la réalisation des processus sexuels, la réunion de deux noyaux génétiquement différenciés. Pour analyser les gènes contrôlant les processus sexuels, il importe peu que ces deux noyaux proviennent de thalles distincts comme dans le cas d'un hétérocaryon, ou que l'un d'eux soit issu de l'autre à la suite d'une mutation comme cela a été signalé chez le *Chromocrea spinulosa* (Fück.) Math. (262) et chez les *Saccharomyces* hétérothalliques (1). L'homothallisme, défini en termes similaires, est la condition selon laquelle le processus sexuel se déroule sans différenciation génétique, ce qui est le cas des homothalliques vrais et non celui des homothalliques secondaires.

L'HÉTÉROTHALLISME BIPOLAIRE SIMPLE.

Les premiers travaux réalisés sur l'hérédité des facteurs sexuels chez les Champignons supérieurs, ceux de DODGE et ses collaborateurs (79, 80, 81, 82, 83, 84, 386, 447, etc...), de BETTS (23) et de NEWTON (300), sont en même temps les premiers travaux portant sur la génétique de ce groupe. Chez une espèce hétérothallique bipolaire telle que le *Neurospora crassa*, deux allèles *A* et *a* régissent les réactions de compatibilité sexuelle, les croisements n'étant fertiles qu'entre souches porteuses de facteurs différents.

L'hétérothallisme de compatibilité bipolaire simple se caractérise ainsi par l'existence de facteurs allélomorphes d'intrastérilité et d'interfertilité, indépendants des facteurs sexuels. Ils déterminent si les croisements entre clones sexuellement parfaits sont possibles ou non : deux hermaphrodites de facteurs différents

Source : MNHN, Paris

formeront des confrontations fertiles, mais deux hermaphrodites de même groupe ne le pourront pas et resteront stériles. La différenciation sexuelle est exceptionnelle chez les Champignons supérieurs (307) et la quasi-totalité des espèces montrant un simple hétérothallisme bipolaire sont normalement hermaphrodites, autostériles et montrent 50 % de fertilité en croisements intersouches : c'est le cas chez le *Puccinia graminis-tritici* Erikss. et Henn. (67), l'*Hypomyces solani* Rke. et Berth. (78), le *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint. (206), l'*Endoconidiophora fagacearum* Bretz. (158), etc.

Travaillant sur l'*Hypomyces solani*, Snyder et Hansen (395) distinguent une seconde sorte d'hétérothallisme qu'ils appellent « hétérothallisme sexuel ». Il se caractérise par la perte des facteurs sexuels dans des thalles qui étaient à l'origine sexuellement parfaits. Les expressions les plus fréquentes de ce phénomène se rencontrent chez des Champignons connus pour être normalement homothalliques dans la nature, tels que le *Glomerella cingulata* (Stonem.) Spauld et Schrenk., le *Sordaria fimicola* (Rob.) Cesati et de Not., le *Ceratocystis fimbriata* Ellis et Halst, certains clones de l'*Hypomyces solani*, etc. En condition homothallique, ces Champignons sont auto-fertiles et les facteurs de compatibilité, s'ils existent dans les noyaux, ne sont ni évidents ni même apparents. Certains clones du *Ceratocystis fimbriata* ou de l'*Hypomyces solani*, bien qu'auto-stériles, peuvent fonctionner dans les confrontations uniquement comme souches mâles, c'est-à-dire qu'ils sont incapables de développer des primordia de périthèces, mais leurs cellules végétatives peuvent servir de spermaties. Il existe également des variants auto-stériles morphologiquement indistincts des souches normales et qui se comportent uniquement en souches femelles dans les confrontations : ils développent des primordia périthéciaux mais leurs cellules végétatives sont incapables de fonctionner en spermaties. Ces deux sortes de mutants auto-stériles peuvent se croiser entre eux pour produire des ascospores parfaitement viables. Par perte d'un facteur de féminisation dans le premier cas ou de masculinisation dans le second, les mutants semblent montrer une condition hétérothallique indépendante des facteurs de compatibilité. Enfin, lorsqu'on féconde une femelle unisexuelle avec un mâle unisexuel (153, 161, 395), on obtient dans la descendance non seulement des mâles et des femelles, mais aussi des neutres et des hermaphrodites : les facteurs mâle et femelle ne sont donc

Source : MNHN, Paris

pas allélomorphes comme les déterminants de l'hétérothallisme de compatibilité.

L'« hétérothallisme sexuel » n'apparaît pas seulement chez les Champignons homothalliques : chez divers *Cochliobolus* hétérothalliques tels que le *C. heterostrophus* (Drechs.) Drechs. (278, 279, 281, 284, 287), le *C. carbonum* Nelson (286, 287), le *C. sativus* (Ito et Kurib.) Drechs. et Dastur (287, 420, 421), le *C. nodulosus* Luttrell (248, 249, 287), le *C. victoriae* Nelson (288, 289), l'hétérothallisme est régi par un seul couple de gènes allélomorphes, mais des « gènes additionnels » influent sur la capacité de confrontation en bloquant l'initiation périthéciale, la plasmogamie ou la caryogamie (281, 282, 283, 287) ; ces phénomènes ne sont autres qu'une superposition de l'« hétérothallisme sexuel » à l'hétérothallisme de compatibilité. Nous reviendrons plus en détails sur la nature de cet « hétérothallisme sexuel » lors de l'étude de l'homothallisme, mais nous devons préciser dès maintenant qu'il n'est pas un véritable hétérothallisme : c'est un phénomène distinct qui peut se surajouter à ce dernier ou affecter des souches normalement homothalliques.

L'HÉTÉROTHALLISME A ALLÈLES MULTIPLES.

Chez les Hyménomycètes et les Gastéromycètes, les phénomènes sont plus complexes car déterminés non plus par deux allèles situés à un seul locus *A*, mais par des allèles multiples disposés soit à un locus *A* chez les espèces bipolaires à allèles multiples, soit à deux loci *A* et *B* chez les espèces tétrapolaires à allèles multiples. Selon des estimations effectuées vers 1950, 10 à 15 % seulement des Hyménomycètes et des Gastéromycètes sont homothalliques; 35 % sont des hétérothalliques bipolaires et 49 à 55 % des hétérothalliques tétrapolaires (338, 444). Sur 36 espèces appartenant aux genres *Nidularia, Nidula, Crucibulum* et *Cyathus*, Brodie (41) signale que toutes, sauf une seule exception encore douteuse, sont des hétérothalliques tétrapolaires. Whitehouse (444) estime enfin que le nombre des allèles aux loci de compatibilité peut atteindre la centaine chez les populations naturelles d'Hyménomycètes; chez les Gastéromycètes, ce nombre semble être moindre (40, 132).

Dans tous les cas, seuls les mycéliums qui possèdent des allèles différents, soit au locus *A* pour les bipolaires, soit aux deux loci *A* et *B* pour les tétrapolaires, sont capables de fusionner pour

Source : MNHN, Paris

former un mycélium dicaryotique stable, apte à une croissance indéfinie et à la formation des carpophores. Chez le *Schizophyllum commune* Fr., par exemple (314), l'hétérothallisme est régi par deux groupes de facteurs, *A* et *B*, possédant chacun des allèles multiples (*Ax*, *Ay*, *Az*, etc.; *Bx*, *By*, *Bz*, etc.). Des basides diploïdes *AxBx*. *AyBy* produisent quatre sortes de basidiospores, *AxBx*, *AxBy*, *AyBx* et *AyBy*. Un mycélium homocaryotique *AxBx* sera incompatible avec *AxBx*, *AxBy* et *AyBx*, mais sera compatible avec *AyBy*, *AyBz*, *AzBy*, *AzBz*, etc.

Lorsque les deux mycéliums possèdent des facteurs communs à l'un des loci, il existe cependant des interactions possibles (312, 343, etc.), établissant une association des deux composants homocaryotiques en un hétérocaryon. Dans les confrontations entre des hyphes ayant les facteurs *B* communs (*AxBx* × *AyBx*), l'hétérocaryon se réduit, chez le *Schizophyllum commune*, à une région étroite située le long de la ligne de confrontation; il est en outre relativement instable, les composants se séparant facilement en mycéliums homocaryotiques purs dans les cultures-filles. Les confrontations à facteurs *A* communs (*AxBx* × *AxBy*) produisent des hétérocaryons à croissance ralentie mais stables : on peut les repiquer indéfiniment. On relève des phénomènes semblables chez le *Coprinus lagopus* (Fr.) Fr. (410, 411) et le *Cyathus stercoreus* (Schwein.) de Toni (135).

Raper (343) distingue ainsi quatre types d'hétérocaryons :

1. Les « hétérocaryons compatibles », de type *A.a*, *Ax.Ay* ou *AxBx*. *AyBy*. Constitués de souches composantes complètement compatibles, ils existent chez tous les groupes de Champignons, y compris les Champignons inférieurs (28, 46, 47). Parmi les Ascomycètes, on en connaît chez les homothalliques secondaires tels que le *Neurospora tetrasperma* Shear et Dodge (79, 86), le *Pleurage anserina* (Ces.) Ktze. (5, 89, 354), le *Gelasinospora calospora* (Mouton) C. et M. Moreau f. *tetrasperma* (Dowd.) C. et M. Moreau (90, 92) : les hétérocaryons proviennent ici de spores binucléées contenant chacune normalement un noyau *A* et un noyau *a*. Chez au moins deux de ces espèces, les hétérocaryons s'obtiennent facilement par fusion d'hyphes entre les mycéliums végétatifs de souches *A* et *a*. Chez les espèces hétérothalliques telles que le *Neurospora crassa* Shear et Dodge, le *Neurospora sitophila* Shear et Dodge, etc., les hétérocaryons constitués de souches compatibles se forment plus difficilement (147, 372),

Source : MNHN, Paris

bien qu'on ait pu en isoler dans la nature (239) et qu'on en ait obtenu à la suite de germinations d'ascospores anormales (239, 372). Les rapports nucléaires de ces deux types d'hétérocaryons peuvent varier surtout lorsque des déficiences nutritionnelles sont liées à l'un ou aux deux composants (147, 354). Chez les Ascomycètes, il existe un type d'« hétérocaryon compatible » à rapport nucléaire fixé : l'hyphe ascogène dicaryotique produit les asques après une très courte période de croissance. Chez les Basidiomycètes, on ne connaît pas d'hétérocaryons compatibles à rapport nucléaire non fixé, mais la dicaryophase, à rapport fixé, atteint ici son développement maximal en tant que phase mycélienne indépendante, capable de croissance indéfinie.

2. Les « hétérocaryons hémi-compatibles », de type *AxBx. AxBy* ou *AxBx.AyBx*. Ils n'existent que chez les espèces qui montrent une compatibilité tétrapolaire et sont donc limités aux seuls Hyménomycètes et Gastéromycètes. Chez le *Cyathus stercoreus* (134), le *Schizophyllum commune* (312) et quelques autres Hyménomycètes lignicoles tétrapolaires (339), on connaît des « hétérocaryons hémi-compatibles » à facteurs *A* communs et de rapport nucléaire indéfini; le type homologue, à facteurs *B* communs, n'a été signalé que chez le seul *Schizophyllum commune* (312). L'établissement d'« hétérocaryons hémi-compatibles » à rapport nucléaire fixé (mycélium dicaryotique) entre des souches ayant un facteur commun au locus *A* ou au locus *B* correspondent aux copulations illégitimes, dont l'existence peut être très fréquente chez certaines espèces (220, 223).

3. Les « hétérocaryons non-compatibles », de type *A.A*, ou *AxBx. AxBx*. Chez les Ascomycètes, de tels hétérocaryons à rapports nucléaires indéfinis se forment souvent entre des souches végétatives de même type sexuel (17, 86, 372); leur existence chez les Basidiomycètes n'a jamais été prouvée. Les « hétérocaryons non-compatibles » de rapport nucléaire fixé sont pratiquement inexistants.

4. Les « hétérocaryons acompatibles », sans différenciation de compatibilité, se rencontrent chez les espèces qui n'ont aucun mécanisme d'incompatibilité fonctionnel. Des hétérocaryons de ce type s'établissent facilement entre les mycéliums végétatifs chez de nombreuses espèces homothalliques telles que l'*Aspergillus fumigatus* Fres. ou l'*Aspergillus nidulans* (Eidam) Wint. (142, 321, 344) ou chez des espèces sexuellement stériles comme

Source : MNHN, Paris

l'*Aspergillus niger* v. Tiegh., l'*Aspergillus fonsecaeus* Thom et Raper, le *Penicillium notatum* Westl. (142, 320, 344) et divers autres *Fungi imperfecti* (152). Des « hétérocaryons acompatibles » à rapport nucléaire fixé n'ont jamais été décrits, mais ils existent probablement lors de la production d'asques hétérozygotes chez les hétérocaryons balancés d'espèces homothalliques telles que l'*Aspergillus nidulans* (321).

Le facteur *B* règle les possibilités de migration nucléaire puisque la dicaryotisation se réalise avec une migration nucléaire intense lors des confrontations hétérozygotes pour *A* et *B* (*AxBx* × *AyBy*) et des confrontations homozygotes pour le seul facteur *A* (*AxBx* × *AxBy*) ; les homozygotes pour *B* (*AxBx.AyBx*) et les doubles homozygotes (*AxBx. AxBx*) ne montrent au contraire pratiquement pas de migration nucléaire. Les facteurs *A* semblent intervenir principalement sur la production des carpophores, les dicaryons hétérozygotes (*AxBx. AyBy*) étant seuls fertiles alors que ceux contenant des facteurs *A* communs (*AxBx.AxBy*) ne le sont pas. La vitesse de la migration nucléaire est d'ailleurs indépendante et plus rapide que la vitesse de croissance : elle atteint 400 μ/heure chez le *Cyathus stercoreus* (135), 500 à 3 000 μ/heure chez le *Schizophyllum commune* (394), 4 000 à 10 500 μ/heure chez le *Gelasinospora calospora* f. *tetrasperma* (91, 92), 900 μ/heure chez le *Coprinus lagopus* (44) et 400 à 900 μ/heure chez le *Coprinus radiatus* (329).

Chez le *Schizophyllum commune* (314, 340), le *Coprinus lagopus* (71) et quelques autres Hyménomycètes, le facteur *A* apparaît constitué de deux sous-unités, α et β, situées à des loci liés mais séparables par crossing-over. Le locus *B* apparaît aussi, chez le *Schizophyllum commune*, scindé au moins en deux sous-unités (314). Chaque sous-unité comprend une série allélique multiple, la combinaison des allèles α et β déterminant la spécificité des facteurs *A* et *B* : $B\alpha_3\ \beta_2$ est distinct et non pleinement compatible avec $B\alpha_3\ \beta_1$ (340, 341). Ces sous-unités peuvent être considérées soit comme des sites distincts de la même région fonctionnelle du chromosome, soit comme deux gènes différents. La présence, chez le *Schizophyllum commune*, d'un gène mutant *pab* situé entre les deux loci α et β du facteur *A* donne naturellement du poids à cette seconde hypothèse (314, 340).

Le déterminisme exact des systèmes d'incompatibilité demeure encore obscur. Prévost (329) a montré que parmi les diverses hypothèses avancées, celle de polarité nucléaire, celle

Source : MNHN, Paris

de complémentation allélique ou celle d'un mécanisme prototrophique, aucune ne se révèle satisfaisante. En se fondant sur trois des particularités essentielles de ce phénomène chez les Hyménomycètes (l'existence d'un très grand nombre d'allèles aux loci *A* et *B*, la possibilité de constitution d'un dicaryon dès que deux noyaux possèdent une hétérogénéité non spécifique aux loci *A* et *B* et l'apparition éventuelle de caractères dicaryotiques secondaires chez certaines souches monocaryotiques à la suite de simples mutations affectant des gènes autres que ceux des loci *A* et *B*), il considère que les mycéliums monocaryotiques ont en puissance toute l'information génétique nécessaire à la réalisation du phénotype dicaryotique, mais cette information ne s'exprime pas à la suite de l'intervention répressive des gènes *A* et *B*. La répression serait levée chaque fois que les noyaux en présence dans un dicaryon porteraient des facteurs *A* et *B* différents. Toutefois, on ne possède encore pratiquement aucune indication sur l'existence éventuelle des substances qui interviendraient dans ce système répresseur.

Le phénomène de Buller.

Le phénomène de Buller, la dicaryotisation d'un homocaryon par un des deux types de noyaux d'un dicaryon, se produit si les noyaux du premier sont compatibles avec un ou avec les 2 types de noyaux du second (44, 45). La confrontation *AxBx.AyBy* × *AyBz* ne donnera qu'un type de dicaryon : *AxBx.AyBz;* au contraire, celle qui fait intervenir *AxBx.AyBy* × *AzBz* donnera soit *AxBx.AzBz,* soit *AyBy.AzBz.*

Les recherches anciennes (334, 335, 336, 337) ont montré que, dans la plupart des cas, un des noyaux du dicaryon pénètre inchangé dans l'homocaryon et, en association avec le noyau de ce dernier, participe à la formation d'un nouveau dicaryon. Dans une confrontation pleinement compatible, on pourrait s'attendre à ce que les deux nouveaux types de dicaryons possibles se réalisent avec des fréquences égales; ce n'est pas le cas et Quintanilha (337) suggère l'existence d'un mécanisme de sélection internucléaire qui demeure encore obscur. Ellingboe et Raper (99) attribuent l'essentiel du contrôle de ce mécanisme au facteur *B*, mais il semble, au moins dans quelques cas (212), que des facteurs autres que les déterminants de la compatibilité puissent intervenir. Prévost (329) émet l'hypothèse d'une intervention poly-

Source : MNHN, Paris

génique, le degré d'isogénisation des souches confrontées intervenant dans l'orientation du phénomène de Buller comme il le fait sur les migrations nucléaires : dans une confrontation, c'est le degré d'hétérozygotie de chacun des deux noyaux du dicaryon par rapport au monocaryon qui déterminerait la prépondérance de l'un ou l'autre des types possibles : celui pour lequel les deux noyaux seront les plus hétérozygotes.

Les confrontations de type *AxBx.AyBy* × *AxBy* sont considérées comme incompatibles puisque chaque noyau du dicaryon contient un facteur commun avec celui de l'homocaryon. Il existe cependant des « dicaryotisations illégitimes » (97, 136, 331, 332) dans lesquelles des recombinaisons génétiques des facteurs de compatibilité se produisent entre les deux noyaux du dicaryon, conduisant à la formation d'un noyau compatible avec celui de l'homocaryon : *AxBx.AyBy* × *AxBy* → *AyBx.AxBy*.

Chez le *Schizophyllum commune*, Ellingboe et Raper (97, 98) ont étudié les rapports existant entre de telles recombinaisons des facteurs de compatibilité et celles de marqueurs liés à ces facteurs, en particulier les mutants biochimiques *Ad-5* (déficience en adénine étroitement liée au locus *Aβ*) et *pab* (déficience en acide paramino-benzoïque située entre les deux sous-unités α et β du facteur *A*). Certains noyaux recombinés possèdent seulement les marqueurs présents dans le dicaryon originel; la recombinaison n'intéresse alors que les deux noyaux de ce dernier, mais elle se distingue du cycle parasexuel de Pontecorvo (322) par une forte fréquence des recombinaisons entre les marqueurs liés. Selon Ellingboe (97), cette recombinaison peut être considérée comme proche d'un événement méiotique, car les rapports de linkage sont similaires à ceux observés au travers du cycle sexuel normal. Dans certains cas également, ces recombinaisons correspondent (332) à la formation de noyaux partiellement diploïdes instables, perdant ensuite l'un ou l'autre des segments chromosomiques qu'ils possèdent en double.

Tous les autres recombinants montrent par contre, à côté des facteurs d'incompatibilité provenant des deux noyaux du dicaryon, uniquement les marqueurs génétiques contenus dans l'homocaryon originel : il n'a jamais été possible de montrer aucun transfert de matériel génétique autre que les facteurs de compatibilité (97, 98). Ce type de recombinaison fait donc intervenir les trois types de noyaux en présence et seuls les facteurs de compatibilité semblent avoir été transférés, à partir de chacun

Source : MNHN, Paris

des noyaux de l'hétérocaryon dans celui de l'homocaryon. Il est impossible d'expliquer ce transfert particulier sur la seule base d'une ou deux recombinaisons typiques (97, 98) car cela supposerait, en particulier, une fréquence anormalement élevée de crossing-over multiples situés en des points très précis du génome : les deux sous-unités du facteur A sont presque toujours incorporées simultanément alors que le marqueur *pab*, situé entre elles, ne l'est pas. La possibilité d'intervention de mutations reste improbable car elle supposerait une fréquence incompatible avec les observations faites par ailleurs (312, 340, 341) ; en outre, les seules mutations connues des facteurs *A* ou *B* chez le *Schizophyllum* correspondent à la perte de la fonction intéressée et non à un changement de sa spécificité (314, 315). Enfin, selon Ellingboe (97), si le transfert du matériel génétique est un échange non réciproque, il faut envisager deux étapes : sa libération à partir des deux noyaux du dicaryon et l'incorporation des unités spécifiques dans le troisième noyau; cette incorporation devrait alors montrer une spécificité analogue à celle observée dans l'incorporation d'un phage tempéré chez une Bactérie ou dans l'association du prophage avec un site spécifique sur le chromosome bactérien (183, 197, 233).

L'homothallisme.

Avec les espèces homothalliques, normalement auto-fertiles, il est encore possible de réaliser des hybridations ou des recombinaisons, par plasmogamie et hétérocaryose végétative (309). Chez le *Sclerotinia trifoliorum* Erikss. (27, 49, 129, 246), on observe effectivement des biotypes recombinés en mélangeant des races distinctes sur une plante-hôte ou en culture artificielle. Les processus de ce type de recombinaison ont été étudiés par Pontecorvo et ses collaborateurs (320, 322, 323, 324, 325) sur des *Aspergillaceae*. Ils ont d'abord montré que les hétérocaryons formés ainsi pouvaient être répartis en deux groupes : chez l'*Aspergillus nidulans*, les hétérocaryons réalisés à partir de mutants à spores blanches et à spores jaunes produisent des conidiophores de trois types émettant des spores blanches, jaunes ou un mélange des deux. Les phialides étant uninucléées, toutes les conidies d'une même chaîne sont soit blanches, soit jaunes, quel que soit le type de conidiophore : l'*A. nidulans* montre ici une « action de gène autonome ». Par contre, chez le *Penicillium*

Source : MNHN, Paris

notatum, les conidiophores hétérocaryotiques obtenus à partir de mutants à spores blanches et à spores jaunes sont tous du type sauvage : les loci mutants de chacun des composants de l'hétérocaryon se trouvent compensés au travers du cytoplasme par leurs allèles sauvages de l'autre partenaire : on a alors une « action de gène non-autonome ». Par isolements monospores, on peut ensuite récupérer les deux types mutants.

Dans les hétérocaryons ainsi constitués, les recombinaisons peuvent se faire entre les noyaux en présence selon le « cycle para-sexuel » primitivement décrit chez l'*Aspergillus niger* v. Tiegh., le *Penicillium chrysogenum* Thom. et le *Fusarium oxysporum* Schlecht. (322, 323, 325). Ce cycle comprend successivement :

a) une fusion, dans l'hétérocaryon, de deux noyaux haploïdes différents, donnant alors un noyau hétérozygote diploïde;
b) la multiplication de ces noyaux diploïdes, concurremment et en condition hétérocaryotique avec les noyaux haploïdes parentaux;
c) l'isolement éventuel d'un mycélium diploïde homocaryotique, pouvant constituer une souche diploïde;
d) des crossing-over mitotiques pendant la multiplication des noyaux diploïdes;
e) une haploïdisation végétative des noyaux diploïdes, pendant laquelle les chromosomes entiers se réassortissent au hasard.

On ne connaît encore pratiquement rien sur les mécanismes intimes de la fusion des noyaux, pas plus que sur ceux de l'haploïdisation. Cependant, la majorité des haploïdes semble naître comme aneuploïdes, c'est-à-dire qu'ils sont monosomiques pour quelques chromosomes mais encore disomiques pour d'autres, les paires de chromosomes disomiques étant encore hétérozygotes; la situation est alors comparable à celle des disomiques décrits chez les *Neurospora* (318). Chez les homothalliques, la fusion sexuelle n'est donc pas indispensable après la phase d'hétérocaryose pour que les deux génotypes puissent se recombiner; mais cette dernière existe.

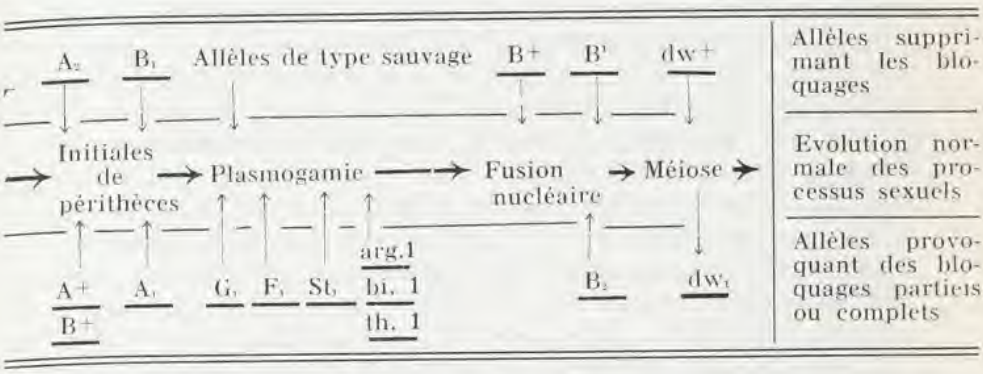
L'homothallisme d'une espèce homothallique n'apparaît pas toujours absolu : chez le *Glomerella cingulata* (Stonem.) Spauld et Schrenk. par exemple, on a pu isoler (438) un grand nombre de formes homothalliques et hétérothalliques. Quelques formes homothalliques sont fortement auto-fertiles, mais d'autres montrent divers degrés d'auto-stérilité, produisant ou non des

Source : MNHN, Paris

ébauches périthéciales. Certaines souches qui ne produisent aucune ébauche se comportent en souches unisexuelles mâles et peuvent spermatiser d'autres souches; en outre, confrontées avec ces souches, elles sont stimulées et produisent des périthèces, pouvant alors même se montrer auto-fertiles (252, 442). Les études cytologiques et génétiques des processus sexuels (247, 252, 442, 443) indiquent que des gènes situés à des loci différents sont impliqués, chaque paire de gènes affectant une étape spécifique dans les processus sexuels (85, 281, 282, 283, 305, 307, 438, 442). La plupart des allèles mutants à ces loci agissent par des bloquages génétiques partiels ou complets, interrompant les processus sexuels. Les effets des divers gènes qui bloquent les processus sexuels normaux du *Glomerella cingulata* sont schématisés dans le tableau I.

TABLEAU I.

Etapes des processus sexuels sur lesquelles interviennent les divers gènes mutants qui provoquent ou suppriment les bloquages génétiques de ces processus chez le *Glomerella cingulata* (d'après Wheeler, 438).



Chez les cultures de type sauvage, l'initiation périthéciale est partiellement bloquée par l'interaction des deux allèles sauvages A^+ et B^+ (442); ce bloquage partiel est supprimé si l'un des allèles A_2 ou B_1 est substitué à l'un de ces loci : la culture devient parfaitement homothallique; l'allèle A_1 au contraire bloque complètement la première étape des processus sexuels, la culture ne formant plus d'initiales de périthèces. Les trois gènes non-alléliques *arg. 1*, *bi. 1* et *th. 1* bloquent la plasmogamie et régissent

Source : MNHN, Paris

en même temps des besoins nutritifs (arginine, biotine, thiamine) (438). Les gènes F_1 et St_1 inhibent la plasmogamie et suppriment partiellement la formation des périthèces (442). Le gène B_2 entraîne une désintégration des noyaux juste avant ou pendant la caryogamie et le gène dw_1 bloque partiellement la méiose (441). Tous ces bloquages génétiques sont levés par confrontations si les deux partenaires ne portent pas le même caractère mutant : la confrontation de souches A_1 et F_1, par exemple, entraîne la formation d'une marge dense de périthèces dans la zone de contact (442).

En confrontations, tous ces mutants se comportent alors apparemment comme des hétérothalliques : ce sont des « hétérothalliques sexuels » au sens de SNYDER et HANSEN (395).

Le *Sordaria fimicola* (Rob.) Ces. et de Not. et le *Sordaria macrospora* Auersw., dont le nombre haploïde de chromosomes est de 7 (50, 159), ont été étudiés par OLIVE et ses collaborateurs d'une part (309), par HESLOT (159) et ESSER et STRAUB (104) d'autre part, qui utilisent comme marqueurs des mutants à coloration de spores anormale (104, 159, 306). Les groupes de liaison ont été établis selon les méthodes classiques (7, 238) utilisées chez les *Neurospora*. Chez le *Sordaria fimicola*, les associations de noyaux issus de mycéliums différents proviennent d'anastomoses entre hyphes et non par plasmogamie typique, les anthéridies et autres organes sexuels faisant défaut, contrairement à ce qu'affirmait GREIS (145) : les périthèces proviennent donc sans doute directement des ascogones, dicaryotiques dès l'origine (50). Certains mutants se révèlent être ici autostériles par blocage des processus sexuels, mais grâce à une complémentation par les allèles de type sauvage (51), ils sont fertiles en confrontations si les gènes de stérilité sont situés à des loci différents. Avec le *Sordaria macrospora*, ESSER et STRAUB (104) arrivent aux mêmes conclusions. Le cas des *Sordaria* est donc identique à celui du *Glomerella cingulata* et la stérilité de quelques mutants semble provenir de simples déficiences, comblées par l'action des allèles sauvages de l'autre noyau (51). Toutefois, chez l'un des mutants, il semble qu'il y ait production d'une substance diffusible, induisant la stérilité comme le cas a été signalé chez le *Glomerella* (252, 259) ; la fertilité qui résulte alors de l'introduction d'un noyau de type sauvage dans le mycélium peut être due à une inhibition de cette substance, à sa transformation en un corps inactif ou à sa destruction (51).

Source : MNHN, Paris

Lorsque deux mutants non alléliques sont confrontés, il se développe un mycélium hétérocaryotique de type sauvage ou bien il se forme une ligne de périthèces au contact des deux cultures. Dans certains croisements de *Glomerella* ou de *Sordaria* (104, 309, 440), il se forme non seulement des périthèces hybrides mais aussi des périthèces auto-fécondés chez l'une ou l'autre des souches parentales ou même chez les deux. C'est-à-dire qu'une sorte de complémentation entre les deux mutants permet à l'un d'entre-eux ou aux deux de former quelques périthèces auto-fécondés. Par contre, dans d'autres croisements, il ne se forme que des périthèces hybrides. L'absence d'auto-fécondation dans les croisements, même lorsque les deux types de noyaux sont en relation étroite dans le mycélium, semble être un caractère principal de l'hétérothallisme dans la nature (309) ; aussi le dernier type de croisements, seul, peut être comparé à l'hétérothallisme. Toutefois, étant donné que les mutants confrontés possèdent des loci de bloquage non alléliques et qu'il existe des recombinaisons conduisant au type sauvage homothallique, on ne peut pas considérer ces mutants comme représentant une dérivation d'un hétérothallisme balancé à partir d'un système normalement homothallique (51, 309) et Olive propose ici le terme d'« hétérothallisme non balancé » pour ce phénomène qui n'est autre que l'« hétérothallisme sexuel » de Snyder et Hansen.

Si deux mutations affectant les processus sexuels intéressent des loci situés sur deux chromosomes homologues, il est certain que plus ces loci seront voisins, moins il y aura de recombinants dans la descendance. A la limite, on peut supposer que les deux mutations occupent exactement le même site : nous avons vu que l'unité fonctionnelle du chromosome, lorsqu'elle est soumise à une analyse génétique intense, se révèle être de nature complexe, constituée d'un certain nombre de sous-unités capables de muter indépendamment mais toutes intéressées dans la même fonction à l'intérieur de la cellule. Cette fonction pourrait être précisément une étape donnée des processus sexuels. Si une mutation ou une délétion intéressait une sous-unité d'un locus déterminé chez un mutant et qu'un autre mutant possède une autre sous-unité mutée dans le même locus, on peut concevoir que la complémentation se produise et que les processus sexuels se déroulent normalement, sans présence de recombinants dans la descendance. El Ani et Olive (94) ont obtenu un tel couple de

Source : MNHN, Paris

mutants chez le *Sordaria fimicola* : le mutant a_1 produit des périthèces avec avortement des asques alors que st_{50} produit des asques à ascospores avortées; croisées, ces deux souches ne produisent que des périthèces hybrides à asques et ascospores normaux dont la ségrégation ne redonne que les deux types parentaux. Il n'y a ni recombinaisons, ni auto-fécondation conduisant à des asques normaux homozygotes. Bien que ces deux mutants soient bloqués à un stade de leurs processus sexuels beaucoup plus tardif (après la fusion nucléaire) que chez les espèces hétérothalliques, leur comportement entre dans le cadre d'un hétérothallisme balancé. Il n'est pas invraisemblable de penser (309) que l'hétérothallisme de certains Champignons supérieurs puisse relever de phénomènes comparables, mais intéressant un stade plus précoce de leurs processus sexuels.

L'HOMOTHALLISME SECONDAIRE.

Chez les Ascomycètes, les homothalliques secondaires tels que le *Neurospora tetrasperma* (79) ou le *Pleurage anserina* (354) sont en fait des hétérothalliques tétrasporés dont chaque spore contient, dans un cytoplasme commun, deux noyaux de groupes de compatibilité opposés : le mycélium reste toujours hétérocaryotique et auto-fertile. Chez le *N. tetrasperma*, par exemple, on rencontre parfois des asques contenant 5 spores au lieu de 4 : dans ce cas, deux des spores sont de petite taille, uninucléées; elles germent pour donner des mycéliums auto-stériles mais qui sont de groupes de compatibilité opposés et se fécondent mutuellement comme le font normalement les espèces hétérothalliques.

Chez les Basidiomycètes, on rencontre des phénomènes analogues. Le *Coprinus sassii* M. Lange (228, 373) (= *Coprinus ephemerus* Bull. *ex* Fr. f. *bisporus* Sass) produit seulement deux spores binucléées par baside: 80 % des basidiospores produisent directement un mycélium secondaire et 20 % germent en un mycélium primaire qui montre alors un hétérothallisme bipolaire. L'espèce semble être bipolaire et suivant que les deux noyaux de chaque spore sont ou non du même groupe de compatibilité, le mycélium se comportera en hétérothallique ou en homothallique secondaire. Chez d'autres espèces hétérothalliques tétrapolaires, telles que le *Coprinus plagioporus* Romagn., le *Coprinus subpurpureus* Smith (228), le *Clitocybe lituus* (Fr.)

Source : MNHN, Paris

Kühn. (221), le *Mycena tenella* Fr. (224), le *Mycena rubromarginata* Kühn. (225), l'*Agrocybe semi-orbicularis* (Bull. *ex* St Am.) Fayod (373), le *Conocybe tenera* (Schaeff. *ex* Fr.) Kühn. (373), le *Conocybe pubescens* (Gillet) Kühn. (430), l'*Omphalia flavida* Maubl. et Rangel (382), etc., on rencontre aussi en mélange des spores homothalliques et hétérothalliques; Lange (228) nomme « amphithallisme » ce phénomène dont le mécanisme reste encore hypothétique (106). Toutefois, l'amphithallisme n'est pas uniquement lié à la formation de basides bisporées car, s'il s'observe souvent dans ce cas (221, 224, 228), on le rencontre aussi chez des espèces tétrasporées (221, 228); en outre, certaines espèces normalement bisporées telles que le *Calocera cornea* Batsch (452) ne montrent apparemment jamais d'amphithallisme; d'autres, enfin, en particulier parmi les formes bisporées du genre *Mycena* (220, 223) sont parthénogénétiques et non amphithalliques.

Le pouvoir pathogène

Les études génétiques du pouvoir pathogène chez les Champignons supérieurs ne portent pas sur tous les groupes systématiques : parmi les Basidiomycètes, elles n'ont pratiquement été réalisées que chez les Urédinales et les Ustilaginales; parmi les Ascomycètes, on ne trouve guère que des études réalisées sur des Pyrénomycètes, dont on ne peut pas séparer quelques recherches effectuées chez les *Fungi imperfecti*. C'est au sein des Urédinales que les premiers travaux importants ont pu être menés et que Flor a pu élaborer sa théorie qui sert encore de base à toute étude génétique du pouvoir pathogène.

Les Urédinales.

C'est seulement après 1927, lorsque Craigie (66) a pu montrer l'existence d'un hétérothallisme chez les Urédinales et découvrir la fonction des pycniospores, que les études génétiques ont pu s'étendre à ce groupe. Depuis, l'importance du rôle de l'hybridation dans la variabilité de la virulence ainsi que le mode mendélien d'hérédité des caractères pathogènes ont été établis (119, 120, 128, 193, 194, 250, etc...), la virulence se comportant en caractère récessif par rapport à la non-virulence chez la plupart des espèces : le *Melampsora lini* (Ehrenb.) Lév. (119, 120, 123), le

Source : MNHN, Paris

Puccinia carthami (Hutzelm.) Cda (250), le *Puccinia coronata* Cda (457), le *Puccinia graminis* Pers. f. sp. *avenae* (Erikss. et Henn.) Seym. (191), le *P. graminis* f. sp. *tritici* (Erikss. et Henn.) Guyot (194), le *Puccinia triticina* Erikss. (43), etc...

Chez le *Melampsora lini*, FLOR (119, 120, 122, 123, 124, etc...) étudie concurremment l'hérédité des facteurs de résistance chez l'hôte et celle du pouvoir pathogène chez le parasite. Selon lui, les réactions du Lin aux infections du *Melampsora* peuvent s'expliquer sur la base de systèmes géniques complémentaires, chez la plante et le parasite. Pour chaque gène majeur conditionnant une réaction du Lin à une race donnée du Champignon, il existe symétriquement chez ce dernier un groupe d'allèles déterminant sa virulence vis-à-vis de son hôte: c'est l'hypothèse des interactions complémentaires gène-pour-gène, illustrée par le tableau II.

Dans cet exemple, les hybrides F_1 entre les races 22 et 24 ne sont pas pathogènes, le caractère de non-virulence étant dominant; de même, les hybrides Bombay × Ottawa 770. B sont immunes vis-à-vis des races 22 et 24, la réceptivité étant souvent récessive chez l'hôte (on connaît des exceptions, en particulier (180, 253) dans les rapports Maïs : *Puccinia sorghi* Schw.). Les modes de ségrégation à la génération F_2 (9 : 3 : 3 : 1) confirment ces faits et montrent que les deux caractères récessifs de virulence sont indépendants chez le parasite, de même que les deux caractères dominants d'immunité chez le Lin.

Si l'hypothèse des interactions complémentaires gène-pour-gène est valable, on doit pouvoir déterminer les génotypes pathogènes des diverses races de l'Urédinale en utilisant une gamme de variétés de Lin, possédant chacune un seul facteur de résistance; elles donneront ainsi des réactions différentielles vis-à-vis de chaque race; on pourra alors identifier les gènes homozygotes récessifs, l'hétéro- ou l'homozygotie des caractères dominants étant établie en auto-croisant chaque race. Dès 1947, FLOR (121) identifie chez le Lin 21 facteurs de résistance répartis en trois séries alléliques : 8 dans la série *L*, 7 dans la série *M* et 6 dans la série *N*. Il confirme en même temps l'existence des deux séries *L* et *M*, suggérée par MYERS (276) dix ans plus tôt. La série *N* groupant en fait deux loci étroitement liés, FLOR (123) retient le symbole *N* pour les allèles présents chez la variété Bombay, désignant par *P* ceux du second locus; il décrit en outre un autre gène indépendant, *K*. La gamme d'hôtes différentiels est constituée (122). Le nombre total de facteurs de résistance

Source : MNHN, Paris

TABLEAU II.

Interaction complémentaire entre les gènes de l'hôte et les gènes du parasite (d'après Flor, 124).

A. Ségrégation en F_2 de la réaction aux races 22 et 24 chez les hybrides Ottawa 770 B × Bombay (1).

		Génotypes parentaux		Phénotypes des hybrides F_2			
Race de *M. lini*	Génotype pathogène	Ottawa 770 B LLnn	Bombay llNN	LN	Ln	lN	ln
Race 22	$a_L a_L \quad A_N A_N$	S	I	I	S	I	S
Race 24	$A_L A_L \quad a_N a_N$	I	S	I	I	S	S
$\chi^2 = 2.563$	P = 0,30 à 0,50	Nombre d'hybrides observés		110	32	43	9
		Nombre attendu (9 : 3 : 3 : 1)		109	36	36	12

B. Réactions des variétés Ottawa 770 B et Bombay aux hybrides F_2 des races 22 et 24 du *M. lini* (1).

		Génotypes parentaux		Phénotypes des hybrides F_2			
Variété de Lin	Génotype de l'hôte	Race 22 $a_L a_L A_N A_N$	Race 24 $A_L A_L a_N a_N$	$A_L A_N$	$a_L A_N$	$A_L a_N$	$a_L a_N$
Ottawa 770 B	LLnn	S	I	I	S	I	S
Bombay	llNN	I	S	I	I	S	S
$\chi^2 = 1.565$	P = 0,50 à 0,70	Nombre d'hybrides observés		78	27	23	5
		Nombre attendu (9 : 3 : 3 : 1)		75	25	25	8

(1) Symboles des réactions : S = sensible ou virulent ; I = immune ou non-virulent.

Source : MNHN, Paris

identifiés par FLOR (124) pour les 5 loci atteint 25; corrélativement, les facteurs de virulence connus chez le *Melampsora lini*, ne pouvant être détectés qu'à l'aide des gènes de l'hôte, sont également au nombre de 25. Toutefois, chez le Champignon, il n'a pas été possible de voir si ces facteurs pouvaient être réunis en séries alléliques, bien que certains d'entre eux semblent étroitement liés (120). KERR (208), travaillant avec du matériel provenant d'une autre région géographique, a pu détecter quelques autres facteurs de résistance tels que L_6 et confirmer l'existence des séries alléliques établies par MYERS et FLOR.

L'hypothèse de FLOR a été critiquée par MAYO (263) qui lui reproche une insuffisance de preuves concernant les séries alléliques et les interactions complémentaires. PERSON (317) étudie les conséquences théoriques d'un tel système hôte-parasite à interaction gène-pour-gène, faisant intervenir 5 loci comme dans le système *Linum* : *Melampsora*. En les appliquant aux résultats obtenus par FLOR, il montre qu'il existe chez le Lin un nombre de loci plus important que ne le supposait ce dernier; plusieurs des variétés utilisées dans la gamme de FLOR possèdent deux ou plusieurs gènes de résistance et non un seul : la variété Leona en posséderait 3, la variété Abyssian 2, etc. D'autre part, certains gènes comme le gène (*B*), commun à Leona et Abyssian, ne seraient pas représentés isolés dans cette gamme et, par suite, non détectés. La présence d'un tel gène de résistance, commun et non détecté, chez deux variétés par ailleurs résistantes, peut faire produire une génération F_2 uniformément résistante, interprétée à tort comme l'indice d'un allélisme ou d'une liaison très étroite entre les gènes de résistance différentiels connus chez ces deux variétés, ce qui semble s'être produit dans les résultats de FLOR (121).

PERSON apporte un correctif aux résultats de FLOR, mais n'infirme en aucune façon l'hypothèse des interactions complémentaires gène-pour-gène qui demeure, mis à part quelques cas (146), l'interprétation la plus simple des résultats obtenus, tant chez les Urédinales que chez des Champignons d'autres groupes. Il n'empêche que les différences entre races physiologiques d'un parasite reposent probablement sur des bases plus complexes : en particulier, les résultats de FLOR et de PERSON n'excluent pas la possibilité de complémentation inter-allélique, soit chez l'hôte diploïde, soit chez le parasite dicaryotique (106).

Source : MNHN, Paris

L'hypothèse de FLOR était plus une simplification, permettant d'aborder le problème, qu'une tentative d'explication : elle est fondée sur une appréciation qualitative des rapports hôte-parasite, c'est-à-dire sur les alternatives « immune : réceptif » ou « virulent : non-virulent » ; elle exclut dès le départ la possibilité de degrés de résistance intermédiaires qui font intervenir des mécanismes plus subtils. On peut en prendre un exemple dans le système *Triticum durum* Desf. : *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. Chez la variété de Blé dur Mindum, la résistance à la Rouille est dominante et les anciens travaux concluaient à l'existence d'un gène spécifique correspondant à chaque race du parasite : vis-à-vis de la race 1, l'immunité est conférée par un seul gène (155, 333) presque complètement épistatique à un gène qui n'occasionne qu'une légère résistance chez la variété Pentad (154) ; à l'égard de la race 147, elle est due à un seul gène allélomorphe ou étroitement lié à celui porté par Vernal et déterminant l'immunité à la race 17 (393). En utilisant des critères appréciant non seulement la présence ou l'absence, mais aussi l'intensité de la réaction, GOUGH et WILLIAMS (144) ont pu montrer que la résistance de Mindum à la race 111 était conditionnée par au moins trois gènes, $Srdm_1$, $Srdm_2$ et $Srdm_3$, épistatiques et incomplètement dominants, dont l'effet est cumulatif : les hybrides contenant $Srdm_1$ et $Srdm_2$ ou $Srdm_1$ et $Srdm_3$ ont une résistance plus grande que ceux qui ne contiennent que l'un des gènes. Chez la variété Acmé, où la résistance est dominante (et non récessive (157) comme le pensaient HAYES, PARKER et KUTZWEIL), il existe également trois gènes épistatiques à effet cumulatif. La résistance n'est donc pas ici un caractère monogénique comme le postule l'hypothèse des interactions gène-pour-gène ; il est fort vraisemblable qu'il en soit de même pour les gènes de virulence chez le parasite.

Malgré ses imperfections, l'hypothèse de FLOR a le mérite de mettre en évidence l'action combinée du génotype de l'hôte et de celui du parasite dans la réalisation de chaque système pathologique. Elle fournit aussi une explication simple de l'apparition, souvent constatée, de races physiologiques nouvelles, douées de virulence à l'égard de variétés réputées jusqu'alors résistantes : pour chaque gène de l'hôte capable de lui conférer un caractère de résistance, il existe symétriquement chez le parasite un gène susceptible de muter pour lui procurer un pouvoir pathogène accru. Toutefois, on connaît peu de mutations spontanées ac-

Source : MNHN, Paris

croissant le pouvoir pathogène chez les Urédinales : on n'en a guère signalé que chez le *Melampsora lini* (127), le *Puccinia coronata* Cda f. sp. *avenae* F. et L. (456, 457), le *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* (302, 403, 434) et le *Puccinia hordei* Otth. (88). On a pu en provoquer chez le *Puccinia coronata* var. *avenae* (146) et le *Melampsora lini* (125, 127, 381) à l'aide de traitements par diverses radiations (ultra-violets, rayons X, rayons γ, etc.). Il se peut que la fréquence des mutations avirulence → virulence ait été sous-estimée, les essais étant le plus souvent réalisés avec des urédospores : l'existence de la dicaryophase à ce stade empêche les mutants de s'extérioriser chez les lignées avirulentes homozygotes puisque le caractère d'avirulence est généralement dominant (43, 119, 120, 123, 191, 194, 457, etc.). Par contre, il est probable que certains cas décrits comme étant des mutations l'ont été sans preuves convaincantes. Sans bases génétiques suffisantes, comme cela est souvent le cas chez les Urédinales, on peut difficilement dire quel est le processus responsable de la variation de virulence constatée : si GASSNER et STRAIB (138) interprètent des apparitions indépendantes du même variant pathogène chez des souches du *Puccinia glumarum* Schm. f. sp. *tritici* Erikss. et Henn. comme l'indice d'une mutation, NELSON, WILCOXON et CHRISTENSEN (299) considèrent au contraire que le fait d'isoler à deux reprises le même variant à partir d'un mélange de deux races du *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* diminue grandement les chances qu'une mutation puisse rendre compte de l'accroissement du pouvoir pathogène chez ce variant. En particulier, chez les lignées avirulentes hétérozygotes, les seules chez qui les mutations soient aisément détectables, un certain nombre au moins de « mutations spontanées » conduisant à l'apparition d'une race virulente peuvent n'être que des délétions portant sur le chromosome porteur du gène dominant d'avirulence, comme le suggère SCHWINGHAMER (381) dans le cas des mutations induites.

Outre les mutations ou les délétions, qui ne peuvent être invoquées que dans quelques cas très rares, il peut exister d'autres causes à la variabilité du pouvoir pathogène. L'existence éventuelle de gènes à effet cumulatif explique que la dicaryotisation normale ou par phénomène de Buller (42) puisse à elle seule engendrer une race plus virulente que les deux souches parentales. Les simples remaniements génétiques consécutifs à la reproduction sexuelle normale peuvent également produire des hybrides plus virulents (65, 250). D'autre part, des fusions entre hyphes

Source : MNHN, Paris

dicaryotiques ont été observées à plusieurs reprises (2, 299, 364) et il a été suggéré que de nouvelles races pourraient apparaître à la suite d'échanges nucléaires consécutifs à cette fusion (128, 192, 364). En faisant germer en mélange des urédospores de lignées pathogènes différentes, les tubes germinatifs s'anastomosent facilement et il en résulte souvent des apparitions de variants (37, 96, 126, 277, 298, 299, 301, 403, 429, etc.). Dans ces cas, les simples échanges de noyaux intacts ne suffisent pas toujours à expliquer l'existence de tous les variants observés. Travaillant avec le *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*, ELLINGBOE (96) obtient six variants : les simples réarrangements de noyaux en paires ne permettent d'expliquer que l'existence de deux d'entre eux; pour les quatre autres, il faut envisager un mécanisme qui remplace ou complète l'échange de noyaux intacts. On sait qu'à la suite de fusions d'hyphes à articles plurinucléés, l'hétérocaryose constitue un mécanisme de variation (17, 86, 152, 324); chez les Urédinales, le stade dicaryotique peut montrer des irrégularités dans le nombre des noyaux (2, 133, 304, 319) et l'obtention de variants pathogènes liés à des phénomènes d'hétérocaryose y a été vérifiée par NELSON, WILCOXON et CHRISTENSEN (277, 299) qui ont obtenu chez le *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* des biotypes virulents possédant des urédospores tri- ou tétranucléées.

La parasexualité a été envisagée comme autre processus éventuel par lequel de nouveaux recombinants pouvaient apparaître (96, 434, 435). Dans le cycle parasexuel décrit par PONTECORVO (322), il existe une phase diploïde suivie d'un crossing-over somatique et d'une haploïdisation, entraînant une ségrégation de tous les chromosomes. Cette phase diploïde, indispensable pour expliquer la recombinaison des gènes, doit être de courte durée puisqu'elle n'a jamais été observée cytologiquement. Pour le cas des remaniements des caractères pathogènes, on pourrait même envisager (96) de simples stades diploïdes éphémères dans les tissus somatiques, sans nécessité constante d'un crossing-over. Dans un tel processus, les noyaux haploïdes peuvent fusionner, la méïose se produisant immédiatement avec ségrégation des caractères. ELLINGBOE (96) n'obtenant de telles recombinaisons que dans le cas des mélanges de spores de souches différentes, ZIMMER, SCHAFER et PATTERSON (457) font valoir que si de nouvelles souches provenant de l'association végétative de deux races pouvaient résulter d'un mécanisme

Source : MNHN, Paris

parasexuel comprenant une caryogamie, un clone pur hétérozygote pour le pouvoir pathogène, tel que le clone 111 du *Puccinia graminis* var. *tritici* (96, 448) devrait aussi produire des recombinaisons : ce n'est pas le cas dans les résultats d'ELLINGBOE. Toutefois, il se peut que les fusions parasexuelles consécutives aux anastomoses entre dicaryons ne puissent se réaliser qu'entre noyaux du même groupe de compatibilité sexuelle. Dans ce cas, chez un clone pur hétérozygote, tous les noyaux du même groupe étant identiques entre eux, les échanges parasexuels envisagés par ELLINGBOE (96), sans crossing-over, peuvent exister mais restent indétectables : l'objection de ZIMMER, SCHAFFER et PATTERSON disparaît. Rien ne permet, actuellement, de dire si cette dernière hypothèse est valable ou non.

Quoi qu'il en soit, il est certain que les mutations et les simples phénomènes d'hétérocaryose sont beaucoup trop rares pour expliquer la fréquence d'apparition des variants. Il est aussi évident que certaines cultures d'Urédinales possèdent des gènes de virulence qui ne s'expriment pas tant qu'ils ne sont pas recombinés et les échanges de noyaux entiers ne permettent d'expliquer qu'une faible partie des réassortiments de caractères pathogènes. Enfin, il faut signaler que la nature de la plante-hôte sur laquelle est placé le mélange d'urédospores semblerait avoir, au moins dans quelques cas (96), un effet sélectif sur les recombinants extériorisés.

LES USTILAGINALES.

La génétique du pouvoir pathogène des Ustilaginales apparaît intimement liée à celle des facteurs de compatibilité sexuelle, à celle de certains caractères morphologiques et aux problèmes de Systématique, puisque cette dernière est fondée ici principalement sur les caractères pathogènes et symptomatologiques. Chez les Ustilaginales, le dicaryon est seul parasite et produit les probasides diploïdes qui germent en subissant la méïose. La formation d'un nouveau dicaryon par fusion de deux sporidies compatibles est indispensable pour que le Champignon croisse à nouveau sur son hôte : le stade haploïde est saprophyte ou parfois très faiblement parasite sous certaines conditions, comme chez quelques souches de l'*Ustilago maydis* (DC.) Cda. (275, 368), causant alors des malformations mais pas de vraies galles comme le font les souches diploïdes (209, 390). L'intervention obligatoire

Source : MNHN, Paris

de la méïose à chaque infection entraîne un réassortiment des caractères qui n'existe pas chez les Urédinales entretenues par semis successifs d'urédospores.

On ne connaît que quelques exceptions à ce comportement : les sporidies primaires peuvent être plurinucléées : la lignée est alors apparemment homothallique, avec absence de fusion entre les sporidies; c'est le cas chez le *Tilletia cerebrina* Ell. et Ev. (387) et le *Tilletia elymi* Diet. et Holw. (174). Les lignées solopathogènes de l'*Ustilago maydis* (58, 59, 63, 93, 405) sont au contraire uninucléées et probablement diploïdes (143, 368), avec des aptitudes parasitaires équivalentes à celles des souches dicaryotiques normales. Leur existence est interprétée (59, 63, 164) par la présence d''un facteur léthal héréditaire dont l'action ne se manifeste que pendant la période promycélienne. Il entraînerait un défaut de disjonction des chromosomes, conduisant normalement à la lyse du promycélium; les quelques cas de survie sont alors caractérisés par une très forte proportion de sporidies chez qui la méïose n'a pas lieu : la lignée demeure diploïde. Outre l'*Ustilago maydis*, on connaît l'existence de tels facteurs de lyse chez l'*Ustilago violacea* Pers. (141), le *Tilletia tritici* (Bjerk.) Wint. (210) et le *Sphacelotheca sorghi* (Lk.) Clint. (229, 230); on retrouve également leur action dans des croisements interspécifiques tels que *Ustilago avenae* (Pers.) Jens. × *U. levis* (K. et S.) Mag. (151, 164), ou *Sphacelotheca sorghi* × *S. cruenta* (Kühn.) Potter (361, 362). Dans les croisements interspécifiques *Sphacelotheca sorghi* × *S. reiliana* (Kühn.) Clint. et *S. cruenta* × *S. reiliana* (143), il est, comme chez l'*Ustilago maydis*, lié à l'apparition de souches solopathogènes. Ces exceptions mises à part, les autres cas d'homothallisme apparent (29, 211, 345) demeurent douteux et n'ont pas été vérifiés expérimentalement.

Les travaux relativement anciens indiquent chez les Ustilaginales un hétérothallisme bipolaire (3, 4, 8, 10, 13, 24, 76, 77, 108, 109, 141, 151, 164, 176, 217, 218, 219, 326, 361, 362, 414, 419, 455, etc.) ou plus complexe, faisant alors intervenir plusieurs couples de gènes (9, 11, 12, 13, 14, 15, 19, 62, 63, 93, 118, 149, 182, 198, 219, 361, 362, 390, 399, 400, 422, 423, 425, etc.). Selon Whitehouse (445), la bipolarité est générale, les interprétations plus complexes résultant de confusions entre les facteurs de compatibilité et les gènes qui régissent le pouvoir pathogène, c'est-à-dire les possibilités d'infection et la survie du dicaryon.

Source : MNHN, Paris

Chez l'*Ustilago maydis* en particulier, ROWELL et DE VAY (368) et ROWELL (366, 367) ont pu montrer que l'hétérothallisme n'était qu'apparemment tétrapolaire : un des facteurs possède deux allèles a_1 et a_2 : il régit seul la fusion des sporidies et la compatibilité sexuelle. L'autre, comprenant des allèles multiples (b_1, b_2, b_3,... b_n), règle la vigueur et la stabilité du dicaryon : si les deux sporidies sont de facteurs *b* distincts, l'hyphe d'infection est vigoureuse, la souche pathogène (= « Suchfaden » (13) de Bauch); s'ils sont identiques, l'hyphe est atypique, la souche non virulente (= « Wirfaden » de Bauch). Les facteurs *b* règlent donc les possibilités d'infection et ne sont pas des facteurs de compatibilité sexuelle. HOLLIDAY (162) a pu confirmer les résultats de ROWELL. Indépendamment de ces deux groupes de facteurs, il en existerait d'ailleurs un troisième qui conditionnerait la fusion nucléaire et la formation des chlamydospores : certains hybrides de l'*U. maydis* se développent en dicaryophase et provoquent des galles dans les tissus de l'hôte, mais ne produisent pas de chlamydospores diploïdes (368, 401, 402).

Les travaux sur l'hérédité du pouvoir pathogène (175, 368, 404, 415, 427, etc.) sont moins développés chez les Ustilaginales que chez les Urédinales. On sait que la plupart des caractères parasitaires connus, comme les caractères morphologiques, culturaux, physiologiques et biochimiques, sont hérités selon les lois classiques chez l'*Ustilago maydis* (149, 207, 316, 368, 400) et divers *Ustilago* (115, 141, 151, 164, 175), *Tilletia* (19, 117, 118, 169, 171, 172, 173, 175, 178), *Sphacelotheca* (175, 182, 422), etc. On connaît quelques mutations intéressant le pouvoir pathogène (175, 260) ou les caractères morphologiques (175, 195, 260, 261), mais bien qu'il soit impossible de déterminer l'importance relative des mutations et des recombinaisons dans la variabilité des caractères, ce sont ces dernières qui semblent être à l'origine, comme chez les Urédinales, de la majeure partie des variants connus. Cette variabilité est d'ailleurs considérable et l'on sait que chez l'*Ustilago maydis*, l'espèce la mieux étudiée génétiquement, des biotypes nouveaux apparaissent sans cesse (368, 400, 401, 402, 404); ROWELL et DE VAY (368) signalent qu'on en a isolé environ 15.000.

Les Ustilaginales se prêtent facilement aux croisements, non seulement entre lignées de variétés de la même espèce (141, 170, 198), mais aussi entre espèces distinctes (110, 111, 112, 115, 117,

Source : MNHN, Paris

118, 137, 150, 151, 166, 168, 176, 326, 361, 363, 370, 423, 425, etc.), et l'on a obtenu des croisements inter-génériques (260, 423, 425, 426, 427, 428) entre *Sorosporium* et *Sphacelotheca*. Le rôle des hybridations inter et intra-spécifiques sur la production de formes physiologiques nouvelles a été abondamment montré (4, 24, 165, 167, 169, 170, 362, 415, 427, 428); les hybrides présentent souvent une virulence intermédiaire entre celles des parents, mais on obtient dans certains cas des hybrides plus virulents ou moins virulents que les deux parents. En même temps, ces hybrides varient morphologiquement ou symptomatologiquement (113), donnant des types intermédiaires possédant des caractères des deux parents en fonction de la dominance ou de la réceptivité des divers caractères : le type « charbon nu » domine le « charbon couvert » (115, 151, 164), le caractère « spores ornées » domine partiellement ou totalement les « spores lisses » (112, 151, 165, 166, 168, 260, 326, 363), le sore « poudreux » domine le sore « induré » (115, 170), etc...; ces dominances ne sont toutefois pas systématiques et l'on connaît des exceptions (164).

Ces caractères de virulence et de spécificité parasitaire, de symptomatologie et de morphologie sont précisément ceux sur lesquels se fonde la Systématique des Ustilaginales : le problème de la délimitation des espèces devient donc intimement lié aux résultats des travaux de Génétique dans ce groupe. La facilité avec laquelle certaines Ustilaginales s'hybrident, les mélanges fréquents à la génération F_1 des caractères des deux parents et l'existence d'espèces (25) ou de séries complètes de types intermédiaires (370) ont naturellement conduit à rechercher dans les hybridations l'origine éventuelle de certaines espèces. L'étude génétique des croisements *Tilletia caries* (DC.) Tul. × *Tilletia foetida* (Wallr.) Liro (19, 117, 118, 169, 171, 172, 173, 178) montre ainsi tous les types morphologiques intermédiaires entre les deux espèces parentales. Certains cas sont encore mal définis, comme celui de l'*Ustilago medians* Bied. que Biedenkopf (25) considérait comme un type intermédiaire entre l'*U. hordei* (Pers.) K. et S. et l'*U. nuda* (Jens.) K. et S. : il ressemble à l'*U. nuda* par ses spores échinulées et son type de « charbon nu »; il se rapproche de l'*U. hordei* par son mode d'infection des plantules et la production de ses sporidies. Chez d'autres espèces, on sait que tous ces caractères sont régis par des facteurs génétiques indépendants; on a donc songé, pour l'*U. medians*, à une origine hybride entre les deux autres espèces. Un intermédiaire similaire a été

Source : MNHN, Paris

signalé par VANDERWALLE (431) et TAPKE (413) a décrit un *Ustilago nigra* Tapke qui ressemble à l'*U. medians* par tous ses aspects essentiels. RUTTLE (370) spécule sur les possibilités d'origine hybride ou mutationnelle de 5 types intermédiaires constituant un éventail de formes allant de l'*U. hordei* à l'*U. nuda*, alors que MOORE et ALLISON (271) considèrent l'*U. medians* comme un simple hybride *U. hordei* × *U. nuda*. Les travaux de KNIEP (217) sur l'existence de fusions entre les sporidies de l'*U. hordei* et celles de l'*U. nuda* ont paru appuyer cette idée. Il n'en demeure pas moins que ces fusions ne s'accompagnent jamais d'une attaque de l'hôte et, jusqu'à présent, il n'a pas été possible de démontrer l'existence d'hybridations entre ces deux espèces : les seuls hybrides connus sont ceux obtenus entre l'*U. medians* (= *U. nigra*) et l'*U. hordei* (3, 4, 24, 370).

Par contre, les croisements *Ustilago avenae* (Pers.) Rostr. × *U. kolleri* Ville sont réalisables (151, 164) et l'obtention d'hybrides intermédiaires entre les types parentaux (164) appuie l'hypothèse selon laquelle (213) les types intermédiaires observés dans la nature représenteraient des hybrides entre ces deux espèces. SAMPSON et WESTERN (371, 436) estiment cependant que les possibilités d'hybridation naturelle entre ces deux Charbons sont assez restreintes puisque l'hyphe d'infection se forme sous les glumes, le plus souvent à partir de fusions entre cellules issues du même promycélium. L'expérience pratique montre néanmoins (175) qu'il apparaît des types nouveaux, suggérant un mélange des races, ou parfois des espèces, suffisant pour créer une potentialité dynamique ayant trait non seulement au pouvoir pathogène, mais aussi aux caractères morphologiques. On en trouve des exemples dans divers autres croisements.

Quelques hybrides obtenus expérimentalement sont suffisamment individualisés pour pouvoir être considérés comme des espèces nouvelles selon les critères systématiques classiques. C'est le cas de certains produits du croisement intergénérique *Sorosporium syntherismae* (Pk.) Farl. × *Sphacelotheca panicimiliacei* (Pers.) Bubak (260), de l'hybride à spores hyalines issu du croisement *Ustilago avenae* × *U. kolleri* (164), etc. Certains hybrides *Ustilago hordei* × *U. bullata* Berk (112), pathogènes pour des *Elymus* spp. et producteurs de chlamydospores faiblement colorées et échinulées aux deux pôles, pourraient constituer une nouvelle espèce ou seraient à rapprocher de l'*Ustilago hyalino-bipolaris* Fisch. et Hirsch., normalement para-

Source : MNHN, Paris

site du *Muhlenbergia porteri* Scribn. (114). L'existence de ces types intermédiaires ou de types hybrides nouveaux a naturellement conduit à envisager l'intervention des hybridations interspécifiques et inter-génériques parmi les sources possibles d'apparition de nouvelles formes ou de nouvelles espèces (112, 143, etc...). De tous les Champignons supérieurs, les Ustilaginales constituent le groupe chez qui les données génétiques peuvent le plus contribuer efficacement à la définition des espèces et à l'élaboration d'une systématique naturelle (cf. la tentative de FISCHER et SHAW, 116).

LES ASCOMYCÈTES ET LES FUNGI IMPERFECTI.

Les premiers travaux ayant trait à la génétique du pouvoir pathogène des Ascomycètes et des *Fungi imperfecti* ont été des vérifications de la théorie des interactions complémentaires élaborée par FLOR chez les Urédinales. En utilisant la méthode de FLOR, POWERS et SANDO (327, 328) montrent qu'il existe chez l'*Erysiphe graminis* DC. f. sp. *tritici* Gorl. deux gènes de virulence correspondant aux deux gènes *Mlt* et *Mlu* décrits par CARTER (52) et conférant une résistance chez le Blé. De même, MOSEMAN (272, 273) trouve des résultats identiques avec l'*Erysiphe graminis* DC. f. sp. *hordei* Gorl. vis-à-vis des gènes de résistance *Mlg* et *Mlk* de l'Orge (38, 39). De même, chez le *Cladosporium fulvum* Cke, DAY (*in* 106) définit 8 races physiologiques en fonction de 3 gènes de résistance présents chez la Tomate. Etudiant les relations entre le Maïs et le *Cochliobolus carbonum* Nels., ULLSTRUP et BRUNSON (424) montrent que la résistance de l'hôte est conditionnée par un seul gène; inversement, NELSON et ULLSTRUP (297) montrent que la virulence du *Cochliobolus* est également régie par un seul gène, hérité indépendamment des facteurs de compatibilité.

Dans la descendance du croisement *Cochliobolus carbonum* × *C. victoriae* Nels., le pouvoir pathogène apparaît encore sous la dépendance d'un seul gène (292). Poursuivant leurs travaux, NELSON et ses collaborateurs (290, 291, 293, 294, 295) montrent que chez le genre *Cochliobolus* et chez sa forme imparfaite *Helminthosporium*, le pouvoir pathogène est régi par des « pools » de gènes, comprenant :

— un ou plusieurs gènes majeurs (un seul dans le cas du complexe Maïs : *C. carbonum*), régissant la virulence vis-à-vis des

Source : MNHN, Paris

hôtes spécifiques. On rejoint ici les résultats obtenus dans l'étude du complexe Maïs: *Helminthosporium turcicum*, dans lequel la résistance de l'hôte apparaît, selon les cas, soit due à un seul gène dominant (160, 179, 181, 432), selon le schéma de Flor, soit à hérédité multigénique (181, 186, 187, 188) selon un schéma du type de celui de Gough et Williams (144).

— des gènes additionnels, responsables de caractères pathogènes par rapport à d'autres plantes, non habituellement parasitées par ces Champignons.

Les recombinaisons de gènes chez des hybrides intra ou interspécifiques peuvent produire des individus doués d'un potentiel génétique qui leur permet d'avoir une gamme d'hôtes plus étendue que celles des deux parents ou dotés d'une virulence accrue. Il existe donc, chez les Ascomycètes comme chez les Urédinales, des gènes de virulence habituellement non exprimés dont la recombinaison peut faire surgir des lignées douées d'un pouvoir pathogène jusqu'ici inconnu. De même que chez les Urénales, les apparitions de biotypes nouveaux semblent dues à des recombinaisons plus qu'à des mutations.

Chez l'*Helminthosporium carbonum* et l'*H. victoriae*, il semble exister autant de gènes ou de groupes de gènes que de plantes sensibles au parasite et, dans les croisements *H. carbonum* × *H. victoriae*, on peut définir des groupes de liaison entre les divers gènes ou complexes de gènes de virulence : ceux correspondant au parasitisme vis-à-vis du *Poa pratensis* L., de la *Festuca elatior* L. et du *Lolium multiflorum* Lmk. sont situés sur le même bras d'un chromosome. Enfin, il faut signaler que certains facteurs qui peuvent intervenir sur l'évolution de la maladie, comme la production de toxines, sont sous le contrôle de gènes chez le *Cochliobolus victoriae* (296).

Le *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint. montre également une très grande variabilité du pouvoir pathogène (204, 226, 310, 311, 369, 376, 377, 378, 379, 380, 446), étudiée cytologiquement (6, 303) et génétiquement (201, 202, 203, 206, 385) : les facteurs qui règlent la virulence ségrègent indépendamment, pendant la première ou la seconde division nucléaire de l'asque (202, 203). Keitt, Leben et Shay (205) ont pu montrer que, vis-à-vis de deux variétés distinctes de Pommiers, le pouvoir pathogène est conditionné par un seul locus alors qu'il fait intervenir deux loci indépendants à l'égard de deux autres variétés. Boone et Keitt (199, 200) signalent ensuite d'autres paires de gènes, amenant

Source : MNHN, Paris

à 6 puis à 7 le nombre connu de loci concernant le pouvoir pathogène (34). Ils arrivent directement, chez le *Venturia*, à des résultats analogues à ceux obtenus par FLOR et PERSON chez le *Melampsora lini* et, faisant le travail inverse, détectent les gènes de résistance de quelques variétés de Pommiers à l'aide du génotype du parasite.

Cherchant ensuite les répercussions éventuelles sur le pouvoir pathogène de diverses mutations intéressant d'autres caractères, KEITT et ses collaborateurs étudient d'abord les mutants morphologiques (30, 31) et établissent (36, 201, 203) que certains mutants comme *tan*, *white-1*, *yellow-2* et le double mutant *tan-non conidien* montrent une diminution ou une perte du pouvoir pathogène. Il semble que la mutation n'affecte qu'indirectement la virulence : la mutation n'est associée, dans tous les cas, qu'à un défaut d'expression des gènes régissant le pouvoir pathogène, mais ces gènes n'apparaissent pas modifiés.

Les variants biochimiques monogéniques (32) peuvent être en même temps des variants morphologiques ou montrer des pertes du pouvoir pathogène. La plupart des déficiences en vitamines (acide nicotinique, biotine, inositol, acide pantothénique) n'ont pas d'effet perceptible sur le pouvoir pathogène (35, 201), mais les mutants déficients en choline, riboflavine, pyrimidine, arginine, histidine et méthionine ne sont plus virulents (35, 201, 216). La perte du pouvoir pathogène est ici directement imputable à la déficience (35, 216), puisqu'on peut le rétablir à condition de fournir au parasite, pendant toute la durée d'incubation, la substance qui lui fait défaut. D'autres déficiences, telles que celle en proline (35) peuvent aussi être associées à une perte de virulence et chez deux mutants, l'un déficient en adénine ou hypoxanthine, le second en guanine ou xanthine (216), le complément nutritif ne restaure pas la virulence.

Il est à noter qu'à l'exception possible de l'histidine, toutes les substances azotées exigées par 11 mutants biochimiques non pathogènes existent dans la feuille du Pommier (216, 227). Sans apport externe, les mutants pénètrent la cuticule et s'établissent en position sous-cuticulaire (216) : leur comportement est jusqu'ici identique à celui des souches sauvages (303). Ce n'est qu'après ce stade que la carence apparaît, suggérant que le parasite est non seulement incapable de synthétiser l'acide aminé ou la base azotée qui lui fait défaut, mais ne peut pas non plus la prélever chez son hôte, bien qu'elle y existe. Chez le *Fusarium*

Source : MNHN, Paris

oxysporum Schlecht., Buxton (48) établit également que des mutants déficients en arginine, méthionine ou asparagine sont moins virulents que le type sauvage; ici aussi, la perte du pouvoir pathogène est directement liée à la déficience, car des hétérocaryons formés à partir de ces mutants retrouvent la virulence des souches sauvages.

La perte de l'aptitude à synthétiser un acide aminé ou une base azotée se traduit, chez le *Venturia* et le *Fusarium* par un amoindrissement de la virulence. On retrouve un tel lien entre certaines carences dans la synthèse de quelques acides aminés et l'absence de pouvoir pathogène chez certains saprophytes, alors que des espèces voisines, parasites, synthétisent ces substances (196) : au sein du genre *Alternaria*, par exemple, les saprophytes synthétisent moins d'acides aminés *in vitro* que les parasites. L'aptitude parasitaire apparaît étroitement liée à une possibilité étendue de synthèse des acides aminés et des bases puriques ou pyrimidiques. Au niveau de l'individu comme à celui de l'espèce, toute restriction de ces synthèses se traduit par un abaissement du pouvoir pathogène. On ne possède pas actuellement, d'interprétation de ce phénomène.

Chez les Ascomycètes aussi bien que chez les Basidiomycètes, la théorie des interactions gène-pour-gène entre les génotypes de l'hôte et du parasite constitue une bonne approximation des résultats acquis, la connaissance du génotype de l'un permettant d'explorer celui de l'autre. Les caractères de résistance de la Plante et de virulence du Champignon apparaissent soit monogéniques, soit polygéniques : dans le premier cas, les symptômes prennent une allure qualitative (alternative sain-malade); dans le second, ils deviennent quantitatifs car leur intensité varie selon le nombre de gènes dominants présents dans le génome de chaque partenaire. Flor concluait à une action essentiellement monogénique, tant chez l'hôte que chez le parasite, car les simplifications qu'il avait dû faire pour aborder le problème (prise en considération de la seule alternative résistant-sensible ou virulent-avirulent) ne tenaient pas compte des états intermédiaires. A cause de l'existence de ces derniers, on tend maintenant à donner plus d'importance au mode polygénique, mais il se peut que la résistance monogénique apparaisse plus fréquente dans l'avenir, si l'on parvient à décomposer les symptômes en un nombre suffisant de types élémentaires; les observations portent le plus souvent sur l'examen des lésions globales : l'allure quan-

Source : MNHN, Paris

titative de certaines d'entre elles résulte peut-être simplement de ce qu'elles représentent la somme de plusieurs actions monogéniques élémentaires et ne sont pas le reflet d'une véritable origine polygénique à effets cumulatifs.

Sur le plan pratique, la résistance polygénique, lorsqu'elle existe, apparaît à première vue plus satisfaisante car elle peut constituer un obstacle plus efficace à l'installation d'un biotype nouvellement apparu. Toutefois, elle n'est qu'exceptionnellement complète et l'expérience du passé a montré qu'il est pratiquement impossible d'introduire, à l'aide de croisements et de sélection, des gènes multiples de résistance dans une variété sensible sans changer en même temps ses caractères de qualité, de productivité, etc... Une résistance monogénique, par contre, peut être plus facilement introduite dans une lignée dont les autres caractères sont conservés pratiquement sans changement. Il est donc vraisemblable que la recherche appliquée tendra aussi, dans les années à venir, à analyser plus finement le problème et essaiera de décomposer au maximum les types de réactions pathologiques pour détecter les actions élémentaires essentielles et s'assurer de leur caractère mono ou polygénique.

BIBLIOGRAPHIE

1. Ahmad (M.). — The mating system in *Saccharomyces*. *Ann. of Bot., N. S.*, t. 17, p. 329-342, 1953.
2. Allen (R. F.). — A cytological study of *Puccinia triticina* physiologic form 11 on Little Club Wheat. *Journ. Agric. Res.*, t. 33, p. 201-222, 1926.
3. Allison (C. C.). — Hybridization between *Ustilago hordei* and *U. medians*. *Phytopath.*, t. 25, p. 5, 1935.
4. Allison (C. C.). — Studies on the genetics of smuts of barley and oats in relation to pathogenicity. *Minn. Agr. Exp. Stat. Techn. Bull. 119*, 34 p., 1937.
5. Ames (L. M.). — Hermaphroditism involving self-sterility and cross-fertility in the ascomycete *Pleurage anserina*. *Mycologia*, t. 26, p. 392-414, 1934.
6. Backus (E. J.) et Keitt (G. W.). — Some nuclear phenomena in *Venturia inaequalis*. *Bull. Torrey Bot. Club*, t. 67, p. 765-770, 1940.
7. Barratt (R. W.), Newmeyer (D.), Perkins (D. D.) et Garnjobst (L.). — Map construction in *Neurospora crassa*. *Adv. in Genetics*, t. 6, p. 1-93, 1954.
8. Bauch (R.). — Kopulationsbedingungen und sekundäre Geschlechtsmerkmale bei *Ustilago violacea*. *Biol. Zbl.*, t. 42, p. 9-38, 1922.

Source : MNHN, Paris

9. Bauch (R.). — Über *Ustilago longissima* und ihre Varietät *macrospora*. *Zeitschr. f. Bot.*, t. 15, p. 241-279, 1923.
10. Bauch (R.). — Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte und Sexual physiologie der *Ustilago bromivora* und *Ustilago grandis*. *Zeitschr. f. Bot.*, t. 17, p. 129-177, 1925.
11. Bauch (R.). — Über multipolare Sexualität bei *Ustilago longissima*. *Arch. Protistenk.*, t. 70, p. 417-466, 1930.
12. Bauch (R.). — Geographische Vertielung und funktionelle Differenzierung der Faktoren bei der multipolaren Sexualität von *Ustilago longissima*. *Arch. Protistenk.*, t. 75, p. 101-132, 1931.
13. Bauch (R.). — Die Sexualität von *Ustilago scorzonerae* und *Ustilago zeae*. *Phytopath. Zeitschr.*, t. 5, p. 315-321, 1932.
14. Bauch (R.). — *Sphacelotheca schweinfurthiana*, ein neuer multipolar sexueller Brandpilz. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, t. 50, p. 17-24, 1932.
15. Bauch (R.). — Über Kreuzungen zwischen bipolar und multipolar sexuellen Brandpilzarten. *Z. indukt. Abstamm. und Vererb. Lehre*, t. 67, p. 242-245, 1934.
16. Beadle (G. W.). — The role of the nucleus in heredity. in *The Chemical Basis of Heredity, ed. W. D. Mc Elroy et B. Glass, Johns Hopkins Press, Baltimore*, p. 7, 1957.
17. Beadle (G. W.) et Coonradt (V. L.). — Heterocaryosis in *Neurospora crassa*. *Genetics*, t. 29, p. 291-308, 1944.
18. Bearn (A. G.) et Franklin (E. C.). — Some genetical implications of physical studies of human haptoglobins. *Science*, t. 128, p. 596-597, 1958.
19. Becker (T.). — Untersuchungen über Sexualität bei *Tilletia tritici* (Bjerk.) Wint. im Rahmen der Immunitätszüchtong. *Phytopath. Zeitschr.*, t. 9, p. 187-228, 1936.
20. Beisson-Schecroun (J.). — Incompatibilité cellulaire et interactions nucléocytoplasmiques dans les phénomènes de « barrage » chez le *Podospora anserina*. *Thèse, Univ. Paris*, 122 p., 1962.
21. Benzer (S.). — Fine structure of a genetic region in Bacteriophage. *Proc. Nat. Acad. Sci. (U. S.)*, t. 41, p. 344-354, 1955.
22. Benzer (S.). — The elementary units of Heredity. in *The Chemical Basis of Heredity, ed. W. D. Mc Elroy et B. Glass, Johns Hopkins Press, Baltimore*, 1957.
23. Betts (E. M.). — Heterothallism in *Ascobolus carbonarius*. *Amer. J. Bot.*, t. 13, p. 427-432, 1926.
24. Bever (W. M.). — Hybridization and genetics in *Ustilago hordei* and *U. nigra*. *J. Agric. Res.*, t. 71, p. 41-59, 1945.
25. Biedenkopf (H.). — *Ustilago medians* ein neuer Brand auf Geret. *Zeitschr. f. Pflzkr.*, t. 4, p. 321-322, 1894.
26. Bistis (G.) et Olive (L. S.). — Ascomycete spore mutants and their use in genetic studies. *Science*, t. 120, p. 105-106, 1954.

Source : MNHN, Paris

27. Björling (K.). — Über die Entwicklungsgeschichte, Variabilität und Pathogenität von *Sclerotinia trifoliorum* Eriks. *Phytopath. Zeitschr.*, t. 18, p. 129-156, 1951.
28. Blakeslee (A. F.). — Zygospore germinations in the *Mucorineae*. *Ann. Mycol.*, t. 4, p. 1-28, 1906.
29. Blizzard (A. W.). — The nuclear phenomena and life history of *Urocystis cepulae*. *Bull. Torrey Bot. Club.*, t. 53, p. 77-117, 1926.
30. Boone (D. M.). — Linkage groups in *Venturia inaequalis*. *Phytopath,*. t. 41, p. 4, 1951.
31. Boone (D. M.) et Keitt (G. W.). — Inheritance and effect on pathogenicity of some induced mutations in *Venturia inaequalis*. *Amer. J. Bot.*, t. 36, p. 807, 1949.
32. Boone (D. M.) et Keitt (G. W.). — Induced biochemical mutants in *Venturia inaequalis*. *Phytopath.*, t. 42, p. 479, 1952.
33. Boone (D. M.) et Keitt (G. W.). — *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint. VIII. Inheritance of color mutant characters. *Amer. J. Bot.*, t. 43, p. 226-233, 1956.
34. Boone (D. M.) et Keitt (G. W.). — *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint. XII. Genes controlling pathogenicity of wild-type lines. *Phytopath.*, t. 47, p. 403-409, 1957.
35. Boone (D. M.), Kline (D. M.) et Keitt (G. W.). — *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint. XIII. Pathogenicity of induced biochemical mutants. *Amer. J. Bot.*, t. 44, p. 791-796, 1957.
36. Boone (D. M.), Stauffer (J. F.), Stahmann (M. A.) et Keitt (G. W.). — *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint. VII. Induction of mutants for studies of genetics, nutrition and pathogenicity. *Amer. J. Bot.*, t. 43, p. 199-204, 1956.
37. Bridgmon (G. H.). — Production of new races of *Puccinia graminis* var. *tritici* by vegetative fusion. *Phytopath.*, t. 49, p. 386-388, 1959.
38. Briggs (F. N.) et Barry (G. L.). — Inheritance of resistance to mildew, *Erysiphe graminis-hordei*, in a cross of Goldfoil and Atlas barleys. *Z. Zücht. Reihe A, Pflz-züchtung*, t. 22, p. 75-80, 1937.
39. Briggs (F. N.) et Stanford (E. H.). — Linkage of factors for resistance to mildew in barley. *J. Genet.*, t. 37, p. 107-117, 1938.
40. Brodie (H. J.). — Interfertility between two distinct forms of *Cyathus olla*. *Mycologia*, t. 44, p. 412-423, 1952.
41. Brodie (H. J.). — Twenty years of nidulariology. *Mycologia*, t. 54, p. 711-726, 1962.
42. Brown (A. M.). — Diploidization of haploid by diploid mycelium of *Puccinia helianthi* Schw. *Nature*, t. 130, p. 777, 1932.
43. Brown (A. M.) et Johnson (T.). — Studies of variation in pathogenicity in leaf rust of wheat, *Puccinia triticina* Erikss. *Canad. J. Res., C*, t. 27, p. 191-202, 1949.

Source : MNHN, Paris

44. Buller (A. H. R.). — Research on Fungi. IV. *Longman's, Green and Co., Londres*, 1931.
45. Buller (A. H. R.). — The diploid cell and the diploidization process in plants and animals, with special reference to the higher fungi. *Bot. Review*, t. 7, p. 335-431, 1941.
46. Burgeff (H.). — Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erblichkeit bei *Phycomyces nitens*. I. *Flora*, t. 107, p. 259-316, 1914.
47. Burgeff (H.). — Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erblichkeit bei *Phycomyces nitens*. II. *Flora*, t. 108, p. 353-448, 1915.
48. Buxton (E. W.). — Heterokaryosis and parasexual recombination in pathogenic strains of *Fusarium oxysporum*. *J. Gen. Microbiol.*, t. 15, p. 133-139, 1956.
49. Carr (A. J. H.). — Variation in the homothallic fungus *Sclerotinia trifoliorum* Eriksson. *VIIIe Congr. Int. Bot., Sect. 19*, p. 72-74, 1954.
50. Carr (A. J. H.) et Olive (L. S.). — Genetics of *Sordaria fimicola*. II. Cytology. *Amer. J. Bot.*, t. 45, p. 142-150, 1958.
51. Carr (A. J. H.) et Olive (L. S.). — Genetics of *Sordaria fimicola*. III. Cross-compatibility among self-fertile and self-sterile cultures. *Amer. J. Bot.*, t. 46, p. 81-91, 1959.
52. Carter (M. V.). — Additional genes in *Triticum vulgare* for resistance to *Erysiphe graminis-tritici*. *Austral. J. Biol. Sci.*, t. 7, p. 411-414, 1954.
53. Case (M. E.) et Giles (N. H.). — Evidence from tetrad analysis for both normal and aberrant recombination between allelic mutants in *Neurospora crassa*. *Proc. Nat. Acad. Sci. (U. S.)*, t. 44, p. 378-390, 1958.
54. Case (M. E.) et Giles (N. H.). — Comparative complementation and genetic maps of the *pan-2* locus in *Neurospora crassa*. *Proc. Nat. Acad. Sci. (U. S.)*, t. 46, p. 659-676, 1960.
55. Catcheside (D. G.). — *in* Microbial Genetics (Tenth Symposium of the Society for general Microbioloy), *ed. W. Hayes and R. C. Clowes, Cambridge Univ. Press*, p. 181, 1960.
56. Chen (S. Y.), Ephrussi (B.) et Hottinguer (H.). — Nature génétique des mutants à déficience respiratoire de la souche B. 11 de la Levure de boulangerie. *Heredity*, t. 4, p. 337-351, 1950.
57. Chevaugeon (J.). — Sur l'apparition régulière d'un « mutant » infectant chez un Champignon du genre *Pestalozzia*. *C. R. Acad. Sci., Paris*, t. 250, p. 2247-2249, 1960.
58. Chilton (S. J. P.). — The occurence of lysis in certain crosses of *Ustilago zeae*. *Phytopath.*, t. 28, p. 5, 1938.
59. Chilton (S. J. P.). — A heritable abnormality in the germination of chlamydospores of *Ustilago zeae*. *Phytopath.*, t. 33, p. 749-765, 1943.

Source : MNHN, Paris

60. CHILTON (S. J. P.), LUCAS (G. B.) et EDGERTON (C. W.). — Genetics of *Glomerella*. III. Crosses with a conidial strain. *Amer. J. Bot.*, t. 32, p. 549-554, 1945.

61. CHILTON (S. J. P.) et WHEELER (H. E.). — Genetics of *Glomerella*. VI. Linkage. *Amer. J. Bot.*, t. 36, p. 270-273, 1949.

62. CHRISTENSEN (J. J.). — Mutation and hybridization in *Ustilago zeae*. Part. II. Hybridization. *Minn. Agric. Exper. Stat. Tech. Bull.* 65, p. 80-116, 1929.

63. CHRISTENSEN (J. J.). — Studies on the genetics of *Ustilago zeae*. *Phytopath. Zeitschr.*, t. 4, p. 129-188, 1931.

64. COLSON (B.). — The cytology and morphology of *Neurospora tetrasperma* Dodge. *Ann. Bot.*, t. 48, p. 211-224, 1934.

65. COTTER (R. U.) et ROBERTS (B. J.). — A synthetic hybrid of two varieties of *Puccinia graminis*, *Phytopath.*, t. 53, p. 344-346, 1963.

66. CRAIGIE (J. H.). — Discovery of the function of the pycnia of the rust fungi. *Nature*, t. 120, p. 765-767, 1927.

67. CRAIGIE (J. H.). — An experimental investigation of sex in the rust fungi. *Phytopath.*, t. 21, p. 1001-1040, 1931.

68. CRAWFORD (I. P.) et YANOFSKY (C.). — On the separation of the tryptophane synthetase of *Escherichia coli* into two protein components. *Proc. Nat. Acad. Sci. (U. S.)*, t. 44, p. 1161-1170, 1958.

69. CUTTER (U. M.). — The chromosomes of *Neurospora tetrasperma*. *Mycologia*, t. 38, p. 693-698, 1946.

70. CUZIN (F.). — Apparition régulière chez *Curvularia pallescens* d'une variation sectorielle contagieuse, non transmissible par les thallospores. *C. R. Acad. Sci., Paris*, t. 252, p. 1656-1658, 1961.

71. DAY (P. R.). — The structure of the *A* mating type locus in *Coprinus lagopus*. *Genetics*, t. 45, p. 641-650, 1960.

72. DAY (P. R.) et ANDERSON (G. E.). — Two linkage groups in *Coprinus lagopus*. *Genet. Res., Cambr.*, t. 2, p. 414-423, 1961.

73. DAY (P. R.), BOONE (D. M.) et KEITT (G. W.). — *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint. XI. The chromosome number. *Amer. J. Bot.*, t. 43, p. 835-838, 1956.

74. DELBRÜCK (M.). — *in* Discussion de SONNEBORN (T. M.) et BEALE (G. H.) : Influence des gènes, des plasmagènes et du milieu dans le déterminisme des caractères antigéniques chez *Paramaecium aurelia* (variété 4), in Unités biologiques douées de continuité génétique, *Colloques Internat. du C.N.R.S., Paris*, t. 8, p. 33-35, 1949.

75. DE MOSS (J. A.) et BONNER (D. M.). — Studies on normal and genetically altered tryptophan synthetase from *Neurospora crassa*. *Proc. Nat. Acad. Sci. (U. S.)*, t. 45, p. 1405-1412, 1959.

76. DICKINSON (S.). — Experiments on the physiology and genetics of the smut-fungi. Hyphal fusions. *Proc. Roy. Soc., Ser. B*, t. 101, p. 126-136, 1927.

Source : MNHN, Paris

77. Dickinson (S.). — Experiments on the physiology and genetics of the smut-fungi. Cultural characters. Part. II. The effect of certain external conditions on their segregation. *Proc. Roy. Soc., Ser. B*, t. 108, p. 395-423, 1931.

78. Dimock (A. W.). — Observations on sexual relations in *Hypomyces ipomoeae*. *Mycologia*, t. 29, p. 116-127, 1937.

79. Dodge (B. O.). — Nuclear phenomena associated with heterothallism and homothallism in the Ascomycete *Neurospora*. *J. Agric. Res.*, t. 35, p. 289-305, 1927.

80. Dodge (B. O.). — Production of fertile hybrids in the Ascomycete *Neurospora*. *J. Agric. Res.*, t. 36, p. 1-14, 1928.

81. Dodge (B. O.). — The nature of giant spores and the segregation of sex factors in *Neurospora*. *Mycologia*, t. 21, p. 222-231, 1929.

82. Dodge (B. O.). — Segregations observed in breeding the *Monilia* bread molds. *Science*, t. 70, p. 222, 1929.

83. Dodge (B. O.). — Breeding albinistic strains of the *Monilia* bread mold. *Mycologia*, t. 22, p. 9-38, 1930.

84. Dodge (B. O.). — Inheritance of the albinistic non-conidial characters in interspecific hybrids in *Neurospora*. *Mycologia*, t. 23, p. 1-50, 1931.

85. Dodge (B. O.). — A lethal for ascus abortion in *Neurospora*. *Mycologia*, t. 26, p. 360-376, 1934.

86. Dodge (B. O.). — Heterocaryotic vigor in *Neurospora*. *Bull. Torrey Bot. Club*, t. 69, p. 75-91, 1942.

87. Dodge (B. O.), Singleton (J. R.) et Rolnick (A.). — Studies of letal E gene in *Neurospora tetrasperma* including chromosome counts also in races of *N. sitophila*. *Proc. Amer. Phil. Soc.*, t. 94, p. 38-52, 1950.

88. D'Oliveira (B.). — Studies on *Puccinia anomala* Rost. I. Physiologic races on cultivated barleys. *Ann. Appl. Biol.*, t. 26, p. 56-82, 1939.

89. Dowding (E. S.). — The sexuality of the normal, giant and dwarf spores of *Pleurage anserina*. *Ann. Bot.*, t. 45, p. 1-14, 1931.

90. Dowding (E. S.). — *Gelasinospora*, a new genus of Pyrenomycetes with pitted spores. *Canad. J. Res.*, t. 9, p. 294-305, 1933.

91. Dowding (E. S.) et Bakerspigel (A.). — The migrating nucleus. *Canad. J. Microbiol.*, t. 1, p. 68-78, 1954.

92. Dowding (E. S.). et Buller (A. H. R.). — Nuclear migration in *Gelasinospora*. *Mycologia*, t. 32, p. 471-488, 1940.

93. Eddins (A. H.). — Pathogenicity and cultural behavior of *Ustilago zeae* (Beckm.) Ung. from different localities. *Phytopath.*, t. 19, p. 885-916, 1929.

94. El Ani (A. S.) et Olive (L. S.). — The induction of balanced heterothallism in *Sordaria fimicola*. *Proc. Nat. Acad. Sci. (U. S.)*, t. 48, p. 16-18, 1962.

Source : MNHN, Paris

95. El Ani (A. S.), Olive (L. S.) et Kitani (Y.). — Genetics of *Sordaria fimicola*. IV. Linkage group I. *Amer. J. Bot.*, t. 48, p. 716-723, 1961.

96. Ellingboe (A. H.). — Somatic recombination in *Puccinia graminis* var. *tritici*. *Phytopath.*, t. 51, p. 13-15, 1961.

97. Ellingboe (A. H.). — Illegitimacy and specific factor transfer in *Schizophyllum commune*. *Proc. Nat. Acad. Sci. (U. S.)*, t. 49, p. 286-292, 1963.

98. Ellingboe (A. H.) et Raper (J. R.). — Somatic recombination in *Schizophyllum commune*. *Genetics*, t. 47, p. 85-98, 1962.

99. Ellingboe (A. H.) et Raper (J. R.). — The Buller phenomenon in *Schizophyllum commune* : nuclear selection in fully compatible dikaryotic-homocaryotic matings. *Amer. J. Bot.*, t. 49, p. 454-459, 1962.

100. Ephrussi (B.), Hottinguer (H.) et Chimenes (A. M.). — Action de l'acriflavine sur les Levures. I. La mutation « petite colonie ». *Ann. Inst. Pasteur*, t. 76, p. 351-367, 1949.

101. Ephrussi (B.), Hottinguer (H.) et Tavlitzki (J.). — Action de l'acriflavine sur les Levures. II. Etude génétique du mutant « petite colonie ». *Ann. Inst. Pasteur*, t. 76, p. 419-450, 1949.

102. Ephrussi (B.), L'Héritier (P.) et Hottinguer (H.). — Action de l'acriflavine sur les Levures. VI. Analyse quantitative de la transformation des populations. *Ann. Inst. Pasteur*, t. 77, p. 64-83, 1949.

103. Ephrussi (B.), Margerie-Hottinguer (H.) et Roman (H.). — Suppressiveness : a new factor in the genetic determinism of the synthesis of respiratory enzymes in yeast. *Proc. Nat. Acad. Sci. (U. S.)*, t. 41, p. 1065-1071, 1955.

104. Esser (K.). et Straub (J.). — Genetische Untersuchungen an *Sordaria macrospora* Auersw., Kompensation und Induktion bei genbedingten Entwicklungsdefekten. *Zeitschr. Indukt. Abstamm. Vererb.*, t. 89, p. 729-746, 1958.

105. Fincham (J. R. S.). — Chromosome numbers in species of *Neurospora*. *Ann. Bot., N. S.*, t. 13, p. 23-28, 1949.

106. Fincham (J. R. S.) et Day (P. R.). — Fungal genetics. *Blackwell Scient. Publ., Oxford*, 300 p., 1963.

107. Fincham (J. R. S.) et Pateman (J. A.). — Formation of an enzyme through complementary action of mutant « alleles » in separate nuclei in a heterocaryon. *Nature*, t. 179, p. 741-742, 1957.

108. Fischer (G. W.). — Fundamental studies of the stripe smut of grasses (*Ustilago striaeformis*) in the Pacific North-West. *Phytopath.*, t. 30, p. 93-118, 1940.

109. Fischer (G. W.). — Two cases of haplo-lethal deficiency in *Ustilago bullata* operative against saprophytism. *Mycologia*, t. 32, p. 275-289, 1940.

110. Fischer (G. W.). — Hybridization between *Ustilago hordei* and *Ustilago bullata*. *Phytopath.*, t. 38, p. 9, 1948.

Source : MNHN, Paris

111. Fischer (G. W.). — Hybridization between *Ustilago striiformis* and *Ustilago bullata*. *Phytopath.*, t. 38, p. 9, 1948.
112. Fischer (G. W.). — Induced hybridization in graminicolous smut fungi. I. *Ustilago hordei* × *U. bullata*. *Phytopath.*, t. 41, p. 839-853, 1951.
113. Fischer (G. W.). — Induced hybridization in graminicolous smut fungi. II. *Ustilago striiformis* × *U. bullata*. *Phytopath.*, t. 43, p. 547-550, 1953.
114. Fischer (G. W.) et Hirschhorn (E.). — Observations on certain species of *Ustilago* on *Hilaria*, *Stenotaphrum* and *Muhlenbergia*. *Mycologia*, t. 37, p. 318-325, 1945.
115. Fischer (G. W.) et Holton (C. S.). — Inheritance of sorus characters in hybrids between *Ustilago avenae* and *U. perennans*. *Mycologia*, t. 33, p. 555-567, 1941.
116. Fischer (G. W.) et Shaw (C. G.). — A proposed species concept in the smut fungi, with application to north-american species. *Phytopath.*, t. 43, p. 181-188, 1953.
117. Flor (H. H.). — Indications of heterothallism in *Tilletia tritici*. *Phytopath.*, t. 21, p. 107, 1931.
118. Flor (H. H.). — Heterothallism and hybridization in *Tilletia tritici* and *T. levis*, *J. Agric. Res.*, t. 44, p. 49-58, 1932.
119. Flor (H. H.). — Inheritance of pathogenicity in *Melampsora lini*. *Phytopath.*, t. 32, p. 653-669, 1942.
120. Flor (H. H.). — Genetics of pathogenicity in *Melampsora lini*. *J. Agric. Res.*, t. 73, p. 335-357, 1946.
121. Flor (H. H.). — Inheritance of reaction to rust in flax. *J. Agric. Res.*, t. 74, p. 241-262, 1947.
122. Flor (H. H.). — Identification of races of flax rust by lines with single rust-conditioning genes. *U. S. Dept. Agric. Techn. Bull. 1087*, 1954.
123. Flor (H. H.). — Host parasite interaction in flax rust; its genetic and other implications. *Phytopath.*, t. 45, p. 680-685, 1955.
124. Flor (H. H.). — The complementary genic systems in flax and flax-rust. *Adv. in Genet.*, t. 8, p. 29-54, 1956.
125. Flor (H. H.). — Mutations in flax rust induced by ultraviolet radiation. *Science*, t. 124, p. 888-889, 1956.
126. Flor (H. H.). — The vegetative origin of a new race of the flax rust fungus. *Phytopath.*, t. 47, p. 11, 1957.
127. Flor (H. H.). — Mutation to wider virulence in *Melampsora lini*. *Phytopath.*, t. 48, p. 297-301, 1958.
128. Flor (H. H.). — Asexual variants of *Melampsora lini*. *Phytopath.*, t. 50, p. 223-226, 1960.
129. Frandsen (K. J.). — Studier over *Sclerotinia trifoliorum* Eriksson. *Copenhague*, 220 p., 1946.
130. Freese (E.). — Über die Feinstruktur des Genoms in Bereich eines *Pab* locus von *Neurospora crassa*. *Zeitschr. Indukt. Abstamm. Vererb.*, t. 88, p. 388-406, 1957.

Source : MNHN, Paris

131. FREESE (E.). — The arrangement of D N A in the chromosome. *Cold Spring Harb Symp. Quant. Biol.*, t. 23, p. 13-18, 1958.

132. FRIES (N.). — Researches into the multipolar sexuality of *Cyathus striatus* Pers. *Symbolae Bot., Uppsala*, t. 4, p. 1-39, 1940.

133. FROMME (F. D.). — The morphology and cytology of the aecidium cup. *Bot. Gaz.*, t. 58, p. 1-35, 1914.

134. FULTON (I. W.). — Unilateral nuclear migration and the interactions of haploid mycelia in the fungus *Cyathus stercoreus*. *Proc. Nat. Acad. Sci. (U. S.)*, t. 36, p. 306-312, 1950.

135. FULTON (I. W.). — Nuclear migration and the interaction of haploid mycelia in *Cyathus stercoreus*. *Ph. D. Thesis, Univ. Indiana*, 1951.

136. GANS (M.). et PRUDHOMME (N.). — Echanges nucléaires chez le basidiomycète *Coprinus fimetarius* Fr. *C.R. Acad. Sci., Paris*, t. 247, p. 1895-1897, 1958.

137. GASSNER (G.). — Über Auftreten und Verbreitung von *Tilletia tritici* und *Tilletia foetens* in der Turkei. *Phytopath. Zeitschr.*, t. 11, p. 469-488, 1938.

138. GASSNER (G.) et STRAIB (W.). — Über Mutationen in einer biologischen Rasse von *Puccinia glumarum-tritici* (Schmidt) Erikss. et Henn. *Zeitschr. Indukt. Abstamm. Vererb.*, t. 63, p. 154-180, 1932.

139. GILES (N. H.), PARTRIDGE (C. W. H.) et NELSON (N. J.). — The genetic control of adenylosuccinase in *Neurospora crassa*. *Proc. Nat. Acad. Sci. (U. S.)*, t. 43, p. 305-317, 1957.

140. GLASS (B.). — *in* The Chemical Basis of Heredity, *ed. W. D. Mc Elroy et B. Glass, Johns Hopkins Press, Baltimore*, p. 757, 1957.

141. GOLDSCHMIDT (V.). — Vererbungsversuche mit den biologischen Arten des Antherenbrandes (*Ustilago violacea* Pers.). Ein Beitrag zur Frage der parasitären Spezialisierung. *Zeitschr. Bot.*, t. 21, p. 1-90, 1928.

142. GOSSOP (G. H.), YUILL (E.) et YUILL (J. L.). — Heterogenous fructifications in species of *Aspergillus*. *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, t. 24, p. 337-344, 1940.

143. GOTH (R. W.). ROWELL (J. B.) et KERNKAMP (M. F.). — Behavior of solopathogens from interspecific crosses of some *Sphacelotheca* spp. *Phytopath.*, t. 48, p. 494-497, 1958.

144. GOUGH (F. J.) et WILLIAMS (N. D.). — Inheritance of stem rust reaction in two *Durum* varieties, Acme and Mindum. *Phytopath.*, t. 53, p. 295-299, 1963.

145. GREIS (H.). — Mutations und Isolationsversuche zur Beeinflussung des Geschlechtes von *Sordaria fimicola* (Rob.). (Ein Beitrag zur Frage nach der Stabilität und Labilität der Sexualreaktionen bei Monözisten und Diözisten). *Zeitschr. Bot.*, t. 37, p. 1-116, 1942.

146. GRIFFITHS (D. J.) et CARR (A. J. H.). — Induced mutation for pathogenicity in *Puccinia coronata-avenae*. *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, t. 44, p. 601-607, 1961.

Source : MNHN, Paris

147. Gross (S. R.). — Heterocaryosis between opposite mating types of *Neurospora crassa*. *Biol. Bull. n° 99*, p. 331-332, 1950.

148. Gross (S. R.). — On the mechanism of complementation at the *leu-2* locus of *Neurospora*. *Proc. Nat. Acad. Sci. (U. S.)*, t. 48, p. 922-930, 1962.

149. Hanna (W. F.). — Studies in the physiology and cytology of *Ustilago zeae* and *Sorosporium reilianum*. *Phytopath.*, t. 19, p. 415-442, 1929.

150. Hanna (W. F.). — The physiology of the fungi causing bunt of wheat. *Proc. V° Pacif. Sci. Congr. 1934*, p. 3195-3204, 1935.

151. Hanna (W. F.) et Popp (W.). — Relationship of the oat smuts. *Nature*, t. 126, p. 843-844, 1930.

152. Hansen (H. N.). — The dual phenomenon in imperfect fungi. *Mycologia*, t. 30, p. 442-455, 1938.

153. Hansen (H. N.) et Snyder (W. C.). — Inheritance of sex in fungi. *Proc. Nat. Acad. Sci. (U. S.)*, t. 32, p. 272-273, 1946.

154. Harrington (J. B.). — The inheritance of resistance to *Puccinia graminis* in crosses between varieties of *durum* wheat. *Sci. Agr.* t. 5, p. 265-288, 1925.

155. Harrington (J. B.) et Aamodt (O. S.). — The mode of inheritance of resistance to *Puccinia graminis* with relation to seed color in crosses between varieties of *durum* wheat. *J. Agric. Res.*, t. 24, p. 979-996, 1923.

156. Harris (H.), Robson (E. B.) et Siniscalco (M.). — Atypical segregation of haptoglobin types in Man. *Nature*, t. 182, p. 1324-1325, 1958.

157. Hayes (H. K.), Parker (J. H.) et Kurtzweil (C.). — Genetics of rust resistance in crosses of varieties of *Triticum vulgare* with varieties of *T. durum* and *T. dicoccum*. *J. Agric. Res.*, t. 19, p. 523-542, 1920.

158. Hepting (G. H.), Toole (E. R.) et Boyce (J. S.). — Sexuality in the oak wilt fungus. *Phytopath.*, t. 42, p. 438-442, 1952.

159. Heslot (H.). — Contribution à l'étude cytogénétique et génétique des Sordariacées. *Rev. Cytol. et Biol. Végét.*, t. 19 (suppl. 2), p. 1-209, 1958.

160. Hilu (H. M.) et Hooker (H. M.). — Expression of the monogenic chlorotic lesion resistance to *Helminthosporium turcicum* in corn seedlings. *Phytopath.*, t. 52, p. 736, 1962.

161. Hirsch (H. E.). — Cytological phenomena and sex in *Hypomyces solani* f. *cucurbitae*. *Proc. Nat. Acad. Sci. (U. S.)*, t. 33, p. 268-270, 1947.

162. Holliday (R.). — Induced mitotic crossing-over in *Ustilago maydis*. *Genet. Res., Cambr.*, t. 2, p. 231, 1961.

163. Holliday (R.). — The genetics of *Ustilago maydis*. *Genet. Res., Cambr.*, t. 2, p. 204, 1961.

Source : MNHN, Paris

164. HOLTON (C. S.). — Hybridization and segregation in the oat smuts. *Phytopath.*, t. 21, p. 835-842, 1931.

165. HOLTON (C. S.). — Studies in the genetics and the cytology of *Ustilago avenae* and *Ustilago levis*. *Minn. Agr. Exp. Stat. Techn. Bull. 87*, 34 p., 1932.

166. HOLTON (C. S.). — Inheritance of chlamydospore characteristics in oat smut fungi. *Phytopath.*, t. 23, p. 16, 1933.

167. HOLTON (C. S.). — Origin and production of morphologic and pathogenic strains of the oat smut fungi by mutation and hybridization. *J. Agric. Res.*, t. 52, p. 311-317, 1936.

168. HOLTON (C. S.). — Inheritance of chlamydospore characteristics in oat smut fungi. *J. Agric. Res.*, t. 52, p. 535-540, 1936.

169. HOLTON (C. S.). — A new pathogenically distinct race derived from a cross between *Tilletia tritici* and *T. levis*. *Phytopath.*, t. 28, p. 371-372, 1938.

170. HOLTON (C. S.). — Further studies on the oat smuts, with special reference to hybridization, cytology and sexuality. *J. Agric. Res.*, t. 62, p. 229-240, 1941.

171. HOLTON (C. S.). — Extent of pathogenicity of hybrids of *Tilletia tritici* and *T. levis*. *J. Agric. Res.*, t. 65, p. 555-563, 1942.

172. HOLTON (C. S.). — Inheritance of chlamydospore and sorus characters in species and race hybrids of *Tilletia caries* and *Tilletia foetida*. *Phytopath.*, t. 34, p. 586-592, 1944.

173. HOLTON (C. S.). — Methods and results of studies on heterothallism and hybridization in *Tilletia caries* and *T. foetida*. *Phytopath.*, t. 41, p. 511-521, 1951.

174. HOLTON (C. S.). — *Tilletia elymi*, an apparently homothallic species. *Phytopath*, t. 42, p. 635-636, 1952.

175. HOLTON (C. S.). — Genetic phenomena in the smut fungi as related to the dynamics of the species. *Phytopath.*, t. 44, p. 352-355, 1954.

176. HOLTON (C. S.) et FISCHER (G. W.). — Hybridization between *Ustilago avenae* and *U. perennans*. *J. Agric. Res.*, t. 62, p. 121-128, 1941.

177. HOLTON (C. S.) et HALISKY (P. M.). — Dominance of avirulence and monogenic control of virulence in race hybrids of *Ustilago avenae*. *Phytopath.*, t. 50, p. 766-770, 1960.

178. HOLTON (C. S.) et LOWTHER (C. V.). — Heritability of number of primary sporidia produced by spores of *Tilletia caries* and *T. foetida*. *Phytopath.*, t. 41, p. 172-177, 1951.

179. HOOKER (A. L.). — A new type of resistance in corn to *Helminthosporium turcicum*. *Pl. Dis. Reptr.*, t. 45, p. 780-781. 1961.

180. HOOKER (A. L.). — A second major gene locus in corn conditioning resistance to *Puccinia sorghi*. *Phytopath.*, t. 53, p. 221-223, 1963.

Source : MNHN, Paris

181. Hooker (A. L.). — Inheritance of chlorotic-lesion resistance to *Helminthosporium turcicum* in seedling corn. *Phytopath.*, t. 53, p. 660-662, 1963.

182. Isenbeck (K.). — Untersuchungen über die Physiologie von *Sphacelotheca sorghi*, den gedeckten Kernerbrand von *Sorghum*. *Phytopath. Zeitschr.*, t. 8, p. 165-182, 1935.

183. Jacob (F.). — Transduction of lysogeny in *Escherichia coli*. *Virology*, t. I, p. 207-220, 1955.

184. Jacob (F.) et Monod (J.). — Gènes de structure et gènes de régulation dans la biosynthèse des protéines. *C. R. Acad. Sci., Paris*, t. 249, p. 1282-1284, 1959.

185. Jacob (F.) et Wollman (E. L.). — Les épisomes, éléments génétiques ajoutés. *C. R. Acad. Sci. Paris*, t. 247, p. 154-156, 1958.

186. Jenkins (M. T.) et Robert (A. L.). — Inheritance of resistance to the leaf-blight of corn caused by *Helminthosporium turcicum*. *Agron. Journ.*, t. 44, p. 136-140, 1952.

187. Jenkins (M. T.), Robert (A. L.) et Findley (W. R.). — Inheritance of resistance to *Helminthosporium turcicum* leaf-blight in populations of F_3 progenies. *Agron. Journ.*, t. 44, p. 438-442, 1952.

188. Jenkins (M. T.), Robert (A. L.) et Findley (W. R.). — Recurrent selection as a method for concentrating genes for resistance to *Helminthosporium turcicum* leaf blight in corn. *Agron. Journ.*, t. 46, p. 89-94, 1954.

189. Jinks (J. L.). — Selection for cytoplasmic differences. *Proc. Roy. Soc., Ser. B*, t. 146, p. 527, 1957.

190. Jinks (J. L.). — Selection for adaptibility to new environments in *Aspergillus glaucus*. *J. Gen. Microbiol.*, t. 20, p. 223, 1959.

191. Johnson (T.). — Inheritance of pathogenicity and urediospore color in crosses between physiologic races of oat stem rust. *Canad. J. Res., Sect. C*, t. 27, p. 203-217, 1949.

192. Johnson (T.). — Variation in the rusts of cereals. *Biol. Rev.*, t. 28, p. 105-157, 1953.

193. Johnson (T.) et Newton (M.). — Crossing and selfing studies with physiologic races of oat stem rust. *Canad. J. Res., Sect. C*, t. 18, p. 54-67, 1940.

194. Johnson (T.) et Newton (M.). — Mendelian inheritance of certain pathogenic characters of *Puccinia graminis-tritici*. *Canad. J. Res., Sect. C*, t. 18, p. 599-611, 1940.

195. Johnson (H. W.), Rodenhiser (H. A.) et Lefebvre (C. L.). — Two types of fall *Panicum* smut. *J. Agric. Res.*, t. 61, p. 865-875, 1940.

196. Joly (P.). — Le genre *Alternaria*. Recherches physiologiques, biologiques et systématiques. *Lechevalier, Paris*, 250 p., 1964.

197. Kaiser (A. D.) et Jacob (F.). — Recombination between related temperate Bacteriophages and the genetic control of immunity and prophage localization. *Virology*, t. 4, p. 509-520, 1957.

Source : MNHN, Paris

198. KÄMMERLING (H.). — Über Geschlechterverteilung und Bastardierung von *Ustilago longissima* und ihrer Varietät *macrospora*. *Zeitschr. Bot.*, t. 22, p. 113-142, 1929.

199. KEITT (G. W.) et BOONE (D. M.). — Gene pairs conditioning pathogenicity in *Venturia inaequalis*. *Phytopath.*, t. 41, p. 19-20, 1951.

200. KEITT (G. W.) et BOONE (D. M.). — Additional gene pairs condidierung von *Ustilago longissima* und ihrer Varietät *macrospora*. p. 480, 1952.

201. KEITT (G. W.) et BOONE (D. M.). — Induction and inheritance of mutant characters in *Venturia inaequalis* in relation to its pathogenicity. *Phytopath.*, t. 44, p. 362-370, 1954.

202. KEITT (G. W.) et LANGFORD (M. H.). — *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint. I. A groundwork for genetic studies. *Amer. J. Bot.*, t. 28, p. 805-820, 1941.

203. KEITT (G. W.), LANGFORD (M. H.) et SHAY (J. R.). — *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint. II. Genetic studies on pathogenicity and certain mutant characters. *Amer. J. Bot.*, t. 30, p. 491-500, 1943.

204. KEITT (G. W.) et JONES (L. K.). — Studies of the epidemiology and control of apple scab. *Wiscons. Agr. Exp. Stat. Res. Bull.*, 73, p. 1-104, 1926.

205. KEITT (G. W.), LEBEN (C. C.) et SHAY (J. R.). — *Venturia inaequalis* (Cke) Wint. — IV. Further studies on the inheritance of pathogenicity. *Amer. J. Bot.*, t. 35, p. 334-336, 1948.

206. KEITT (G. W.) et PALMITER (D. H.). — Heterothallism and variability in *Venturia inaequalis*. *Amer. J. Bot.*, t. 25, p. 338-345, 1938.

207. KERNKAMP (M. F.). — Genetic and environmental factors affecting growth types of *Ustilago zeae*. *Phytopath.*, t. 29, p. 473-484, 1939.

208. KERR (H. B.). — Rust resistance in linseed. *Nature*, t. 169, p. 159, 1952.

209. KHARBUSH (S. S.). — Recherches histologiques sur les Ustilaginées. *Rev. Pathol. Végét. Entom. Agric.*, t. 15, p. 48-56, 1928.

210. KIENHOLZ (J. R.) et HEALD (F. D.). — Cultures and strains of the stinking smut of wheat. *Phytopath.*, t. 20, p. 495-512, 1930.

211. KILLIAN (C.). — Le développement du *Graphiola phoenicis* Poit. et ses affinités. *Rev. Génér. Bot.*, t. 36, p. 385-394 et 451-460, 1924.

212. KIMURA (K.). — Diploidization in the Hymenomycetes. — II. Nuclear behavior in the Buller phenomenon. *Biol. J. Okayama Univ.*, t. 4, p. 1-59, 1958.

213. KINGSLEY (E. L.). — The relation of certain morphological characters of the host and fungus to the identification of the loose and covered smuts of oats. *Trans. Kansas Acad. Sci.*, t. 36, p. 98-104, 1933.

214. KITANI (Y.), OLIVE (L. S.) et EL ANI (A. S.). — Transreplication and crossing-over in *Sordaria fimicola*. *Science*, t. 134, p. 668-669, 1961.

Source : MNHN, Paris

215. KITANI (Y.), OLIVE (L. S.) et EL ANI (A. S.). — Genetics of *Sordaria fimicola*. — V. Aberrant segregation at the *G.* locus. *Amer. J. Bot.*, t. 49, p. 697-706, 1962.

216. KLINE (D. M.), BOONE (D. M.) et KEITT (G. W.). — *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint. — XIV. Nutritional control of pathogenicity of certain induced biochemical mutants. *Amer. J. Bot.*, t. 44, p. 797-803, 1957.

217. KNIEP (H.). — Untersuchungen über den Antheren brand (*Ustilago violaceae* Pers.). Ein Beitrag zum sexualitäts problem. *Zeitschr. Bot.*, t. 11, p. 275-284, 1919.

218. KNIEP (H.). — Über *Urocystis anemones* (Pers.) Winter. *Zeitschr. Bot.*, t. 13, p. 289-309, 1921.

219. KNIEP (H.). — Über Artkreuzungen bei Brandpilzen. *Zeitschr. Pilzkunde (N. S.)*, t. 10, p. 217-247, 1926.

220. KÜHNER (R.). — Le genre *Mycena* (Fries). Etude cytologique et systématique des espèces d'Europe et d'Amérique du Nord. *Lechevalier, Paris*, 710 p., 1938.

221. KÜHNER (R.). — L'amphithallie et ses causes dans la forme bisporique tétrapolaire de *Clitocybe lituus* (Fr.). *Bull. Soc. Myc. Fr.*, t. 69, p. 307-325, 1953.

222. KÜHNER (R.). — Germination, caractères mycéliens et polarité de *Geopetalum* (*Cantharellus*) *carbonarius* (A. et S.) Pat. Etude cytologique des copulations illégitimes. *Ann. Univ. Lyon, sect. C*, t. 8, p. 5-20, 1954.

223. KÜHNER (R.) et LAMOURE (D.). — De l'existence d'une race bisporique parthénogénétique dans le groupe de *Mycena epipterygia* (Scop. *ex* Fr.). *Ann. Univ. Lyon, sect. C*, t. 10, p. 21-28, 1958.

224. KÜHNER (R.) et TERRA (P.). — La race bisporique de *Mycena tenella* Fries est amphithalle tétrapolaire. *Rev. Mycol.*, t. 20, p. 161-177, 1955.

225. KÜHNER (R.) et YEN (H. C.). — *Mycena rubromarginata* : caractères distinctifs de l'espèce; production de spores unisexuées et de spores bisexuées par un même carpophore. *Trav. déd. à R. Maire, Mém. H. S., Soc. Hist. Nat. Afr. N.*, t. 2, p. 193-198, 1949.

226. KÜTHE (K.). — Zur infektion und Kultur des Apfelschorfes, *Venturia inaequalis* (Cke.) Aderh. *Gartenb.-Wissenschaft*, t. 9, p. 405-420, 1935.

227. LAMEY (H. A.), BOONE (D. M.) et KEITT (G. W.). — *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint. — X. Growth responses of biochemical mutants. *Amer. J. Bot.*, t. 43, p. 828-834, 1956.

228. LANGE (M.). — Species concept in the genus *Coprinus*, a study of the significance of intersterility. *Dansk. Bot. Arkiv.*, t. 14, p. 1-164, 1952.

229. LASKARIS (T.). — The occurence of lysis in certain crosses of *Sphacelotheca sorghi*. *Phytopath.*, t. 29, p. 16, 1939.

Source : MNHN, Paris

230. LASKARIS (T.). — A heritable lysis in germinating chlamydospores of *Sphacelotheca sorghi*. *Phytopath.*, t. 31, p. 254-263, 1941.

231. LAWRENCE (P. S.). — The Q locus of *Neurospora crassa*. *Proc. Nat. Acad. Sci., (U. S.)*, t. 42, p. 189-194, 1956.

232. LEDERBERG (J. J.). — Recombination mechanisms in Bacteria. *J. Cellular Comp. Physiol.*, t. 45, suppl. 2, p. 75-107, 1955.

233. LENNOX (E. S.). — Transduction of linked genetic characters of the host by Bacteriophage P_1. *Virology*, t. 1, p. 190-206, 1955.

234. LEWIS (K. R.) et LEWIS (J. B.). — A proposed explanation of transmutation by inverted copying. *Phyton*, t. 13, p. 37-43, 1959.

235. L'HÉRITIER (P.). — Le problème de l'hérédité non-chromosomique. *L'Année Biologique*, 4e Sér., t. 1, p. 3-34, 1962.

236. LINDBERG (G. D.). — A transmissible disease of *Helminthosporium victoriae*. *Phytopath.*, t. 49, p. 29-32, 1959.

237. LINDBERG (G. D.). — Reduction in pathogenicity and toxin production in diseased *Helminthosporium victoriae*. *Phytopath.*, t. 50, p. 457-460, 1960.

238. LINDEGREN (C. C.). — The genetics of *Neurospora*. — III. Pure bred stocks and crossing-over in *Neurospora crassa*. *Bull. Torrey Bot. Club.*, t. 60, p. 133-154, 1933.

239. LINDEGREN (C. C.). — The genetics of *Neurospora*. — V. Self-sterile, bisexual heterokaryons. *Journ. Genetics*, t. 28, p. 425-435, 1934.

240. LINDEGREN (C. C.). — Chromosome maps of *Saccharomyces*. *Proc. 8e Int. Congr. Genetics, in Hereditas, Vol. suppl.*, p. 338-355, 1949.

241. LINDEGREN (C. C.). — Gene conversion in *Saccharomyces*. *Journ. Genetics*, t. 51, p. 625-637, 1953.

242. LINDEGREN (C. C.). — Non-Mendelian segregation in a single tetrad of *Saccharomyces* ascribed to gene conversion. *Science*, t. 121, p. 605-607, 1955.

243. LINDEGREN (C. C.) et RUMANN (S.). — The chromosomes of *Neurospora crassa*. *Journ. Genetics*, t. 36, p. 395-404, 1938.

244. LISSOUBA (P.). — Mise en évidence d'une unité génétique polarisée et essai d'analyse d'un cas d'interférence négative. *Ann. Sc. Nat., Bot., 12e Sér.*, t. 1, p. 641-720, 1960.

245. LISSOUBA (P.) et RIZET (G.). — Sur l'existence d'une unité génétique polarisée ne subissant que des échanges non réciproques. *C. R. Acad. Sci., Paris*, t. 250, p. 3408-3410, 1960.

246. LOVELESS (A. R.). — The confirmation of the variety *fabae* Keay of *Sclerotinia trifoliorum* Eriksson. *Ann. Appl. Biol.*, t. 38, p. 252-275, 1951.

247. LUCAS (G. B.). — Genetics of *Glomerella*. — IV. Nuclear phenomena in the ascus. *Amer. J. Bot.*, t. 33, p. 802-806, 1946.

248. LUTTRELL (E. S.). — *Helminthosporium nodulosum* and related species. *Phytopath.*, t. 47, p. 540-548, 1957.

Source : MNHN, Paris

249. LUTTRELL (E. S.). — Inheritance of sex reaction in *Cochliobolus nodulosus*. *Phytopath.*, t. 48, p. 344, 1958.
250. MAC CAIN (A. H.). — Inheritance of pathogenity inS afflower rust (*Puccinia carthami*). *Phytopath.*, t. 53, p. 184-187, 1963.
251. MAC CLINTOCK (B.). — *Neurospora*. — I. Preliminary observations of the chromosomes of *Neurospora crassa*. *Amer. J. Bot.*, t. 32, p. 671-678, 1945.
252. MAC GAHEN (J. W.). et WHEELER (H. E.). — Genetics of *Glomerella*. — IX. Perithecial development and plasmogamy. *Amer. J. Bot.*, t. 38, p. 610-617, 1951.
253. MALM (N. R.) et HOOKER (A. L.). — Resistance to rust, *Puccinia sorghi* Schw., conditioned by recessive genes in two corn inbred lines. *Crop. Sci.*, t. 2, p. 145-147, 1962.
254. MARCOU (D.). — Sur la longévité des souches de *Podospora anserina* cultivées à diverses températures. *C. R. Acad. Sci., Paris*, t. 239, p. 895-897, 1954.
255. MARCOU (D.). — Sur le rajeunissement par le froid des souches de *Podospora anserina*. *C. R. Acad. Sci., Paris*, t. 239, p. 1153-1155, 1954.
256. MARCOU (D.). — Rajeunissement et arrêt de croissance chez *Podospora anserina*. *C. R. Acad. Sci., Paris*, t. 244, p. 661-663, 1957.
257. MARCOU (D.). — Notion de longévité et nature cytoplasmique du déterminant de la sénescence chez quelques Champignons. *Ann. Sc. Nat., Bot., 12e Sér.*, t. 2, p. 653-763, 1961.
258. MARCOU (D.) et SCHECROUN (J.). — La sénescence chez *Podospora* pourrait être due à des particules cytoplasmiques infectantes. *C. R. Acad. Sci., Paris*, t. 248, p. 280-283, 1959.
259. MARKERT (C. L.). — Sexuality in the fungus *Glomerella*. *Amer. Nat.*, t. 83, p. 227-231, 1949.
260. MARTIN (W. J.). — A study of the genetics of *Sorosporium syntherismae* and *Sphacelotheca panici-miliacei*. *Phytopath.*, t. 33, p. 569-585, 1943.
261. MASTENBROEK (C.). — Een albino in stuifbrand van Gerst. *Tijdschr. Pl.-Ziekt.*, t. 55, p. 210-212, 1949.
262. MATHIESON (M. J.). — Ascospore dimorphism and mating type in *Chromocrea spinulosa* (Fuckel) Petch n. comb. *Ann. Bot.*, t. 16, p. 449-466, 1952.
263. MAYO (G. M. E.). — Linkage in *Linum usitatissimum* and in *Melampsora lini* between genes controlling host-pathogen reactions. *Austr. J. Biol. Sci.*, t. 9, p. 18-36, 1956.
264. MITCHELL (M. B.). — Aberrant recombination of pyridoxine mutants of *Neurospora*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, (*U. S.*), t. 41, p. 215-220, 1955.
265. MITCHELL (M. B.). — Further evidence of aberrant recombination in *Neurospora*, *Proc. Nat. Acad. Sci.*, (*U. S.*), t. 41, p. 935-937, 1955.

Source : MNHN, Paris

266. MITCHELL (M. B.). — Detailed analysis of a *Neurospora* cross. *Genetics*, t. 44, p. 847-856, 1959.

267. MITCHELL (M. B.) et MITCHELL (H. K.). — A case of « maternal » inheritance in *Neurospora crassa*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, (*U. S.*), t. 38, p. 442, 1952.

268. MITCHELL (M. B.), MITCHELL (H. K.) et TISSIÈRES (A.). — Mendelian and non-mendelian factors affecting the cytochrome system in *Neurospora crassa*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, (*U. S.*), t. 39, p. 606, 1953.

269. MOHLER (W. C.) et SUSKIND (S. R.). — The similar properties of tryptophane synthetase and a mutationally altered enzyme in *Neurospora crassa*. *Biochim. et Biophys. Acta*, t. 43, p. 288-299, 1960.

270. MONNOT (F.). — Sur la localisation du gène S et sur quelques particularités du crossing-over chez *Podospora anserina*. *C. R. Acad. Sci., Paris*, t. 236, p. 2330-2332, 1953.

271. MOORE (M. B.) et ALLISON (C. C.). — An albino strain of barley smut. *Phytopath.*, t. 25, p. 27-28, 1935.

272. MOSEMAN (J. G.). — Host-parasite interactions between culture 12-A-1 of the powdery mildew fungus and the *Mlk* and *Mlg* genes in barley. *Phytopath.*, t. 47, p. 453, 1957.

273. MOSEMAN (J. G.). — Host-pathogen interaction of the genes for resistance in *Hordeum vulgare* and for pathogenicity in *Erysiphe graminis* f. sp. *hordei*. *Phytopath.*, t. 49, p. 469-472, 1959.

274. MOSES (M. J.) et TAYLOR (J. H.). — Desoxypentose nucleic acid synthesis during microsporogenesis in *Tradescantia*. *Exptl. Cell. Res.*, t. 9, p. 474-488, 1955.

275. MOULTON (J. E.) et LINK (G. K. K.). — Auxin production by *Ustilago zeae* grown on a medium free of tryptophane. *Phytopath.*, t. 30, p. 17, 1940.

276. MYERS (W. M.). — The nature and interaction of genes conditioning reaction to rust in flax. *J. Agric. Res.*, t. 55, p. 631-666, 1937.

277. NELSON (R. R.). — Transmission of factors for urediospore color in *Puccinia graminis* var. *tritici*, by means of nuclear exchange between vegetative hyphae. *Phytopath.*, t. 46, p. 538-540, 1956.

278. NELSON (R. R.). — Heterothallism in *Helminthosporium maydis*. *Phytopath.*, t. 47, p. 191-192, 1957.

279. NELSON (R. R.). — A major gene locus for compatibility in *Cochliobolus heterostrophus*. *Phytopath.*, t. 47, p. 742-743, 1957.

280. NELSON (R. R.). — Genetics of *Cochliobolus heterostrophus*. — I. Variability in degree of compatibility. *Mycologia*, t. 51, p. 18-23, 1959.

281. NELSON (R. R.). — Genetics of *Cochliobolus heterostrophus*. — II. Genetic factors inhibiting ascospore formation. *Mycologia*, t. 51, p. 24-30, 1959.

Source : MNHN, Paris

282. NELSON (R. R.). — Genetics of *Cochliobolus heterostrophus*. — III. Genetic factors inhibiting ascus formation. *Mycologia*, t. 51, p. 132-137, 1959.

283. NELSON (R. R.). — Genetics of *Cochliobolus heterostrophus*. — IV. A mutant gene that prevents perithecial formation. *Phytopath.*, t. 49, p. 384-386, 1959.

284. NELSON (R. R.). — Evidence of a complex compatibility locus in *Cochliobolus heterostrophus*. *C. R. IXe Congr. Intern. Botanique, Montréal*, t. 2, p. 280, 1959.

285. NELSON (R. R.). — A correlation of interspecific fertility and conidial morphology in species of *Helminthosporium* exhibiting bipolar germination. *Mycologia*, t. 52, p. 753-761, 1960.

286. NELSON (R. R.). — The genetics of compatibility in *Cochliobolus carbonum*. *Phytopath.*, t. 50, p. 158-160, 1960.

287. NELSON (R. R.). — Evolution of sexuality and pathogenicity. — I. Interspecific crosses in the genus *Helminthosporium*. *Phytopath.*, t. 50, p. 375-377, 1960.

288. NELSON (R. R.). — *Cochliobolus victoriae*, the perfect stage of *Helminthosporium victoriae*. *Phytopath.*, t. 50, p. 774-775, 1960.

289. NELSON (R. R.). — Evolution of sexuality and pathogenicity. — II. A comparison of the pattern of sexuality in *Cochliobolus victoriae* and related species. *Phytopath.*, t. 51, p. 222-223, 1961.

290. NELSON (R. R.). — Evidence of gene pools for pathogenicity in species of *Helminthosporium*. *Phytopath.*, t. 51, p. 736-737, 1961.

291. NELSON (R. R.). — Interspecific hybridization in the fungi. *Mycologia*, t. 55, p. 104-123, 1963.

292. NELSON (R. R.) et HÉBERT (T. T.). — The inheritance of pathogenicity and mating type in crosses of *Helminthosporium carbonum* and *Helminthosporium victoriae*. *Phytopath.*, t. 50, p. 649, 1960.

293. NELSON (R. R.) et KLINE (D. M.). — The pathogenicity of certain species of *Helminthosporium* to species of the Gramineae. *Pl. Dis. Reptr.*, t. 45, p. 644-648, 1961.

294. NELSON (R. R.) et KLINE (D. M.). — Intraspecific variation in pathogenicity in the genus *Helminthosporium* to gramineous species. *Phytopath.*, t. 52, p. 1045-1049, 1962.

295. NELSON (R. R.) et KLINE (D. M.). — Gene systems for pathogenicity and pathogenic potentials. — I. Interspecific hybrids of *Cochliobolus carbonum* × *Cochliobolus victoriae*. *Phytopath.*, t. 53, p. 101-105, 1963.

296. NELSON (R. R.), SCHEFFER (R. P.) et PRINGLE (R. B.). — Genetic control of toxin production in *Helminthosporium victoriae*. *Phytopath.*, t. 53, p. 385-387, 1963.

297. NELSON (R. R.) et ULLSTRUP (A. J.). — The inheritance of pathogenicity in *Cochliobolus carbonum*. *Phytopath.*, t. 51, p. 1-2, 1961.

Source : MNHN, Paris

298. NELSON (R. R.) et WILCOXON (R. D.). — Heterocaryosis as a mechanism of variation in rust fungi. *Phytopath.*, t. 44, p. 500, 1954.

299. NELSON (R. R.), WILCOXON (R. D.) et CHRISTENSEN (J. J.). — Heterocaryosis as a basis for variation in *Puccinia graminis* var. *tritici*. *Phytopath.*, t. 45, p. 639-643, 1955.

300. NEWTON (D. E.). — The distribution of spores of diverse sex on the hymenium of *Coprinus lagopus*. *Ann. Bot.*, t. 40, p. 891-917, 1926.

301. NEWTON (M.) et JOHNSON (T.). — Studies in cereal diseases. — VIII. Specialisation and hybridization of wheat stem rust, *Puccinia graminis-tritici* in Canada. *Canad. Dept. Agr. Bull. 160*, 60 p., 1932.

302. NEWTON (M.) et JOHNSON (T.). — A mutation for pathogenicity in *Puccinia graminis-tritici*. *Canad. J. Res., Sect. C*, t. 17, p. 297-299, 1939.

303. NUSBAUM (C. J.) et KEITT (G. W.). — A cytological study of host-parasite relations of *Venturia inaequalis* on apple leaves. *Journ. Agric. Res.*, t. 56, p. 595-618, 1938.

304. OLIVE (E. W.). — Sexual cell fusions and vegetative nuclear divisions in the rusts. *Ann. Bot.*, t. 22, p. 331-360, 1908.

305. OLIVE (L. S.). — Studies on the morphology and cytology of *Itersonilia perplexans* Derx. *Bull. Torrey. Bot. Club.*, t. 79, p. 126-138, 1952.

306. OLIVE (L. S.). — Genetics of *Sordaria fimicola*. — I. Ascospore color mutants. *Amer. J. Bot.*, t. 43, p. 97-107, 1956.

307. OLIVE (L. S.). — On the evolution of heterothallism in fungi. *Amer. Nat.*, t. 92, p. 233-251, 1958.

308. OLIVE (L. S.). — Aberrant tetrads in *Sordaria fimicola*. *Proc. Nat. Acad. Sci. (U. S.)*, t. 45, p. 727-732, 1959.

309. OLIVE (L. S.). — Genetics of homothallic fungi. *Mycologia*, t. 55, p. 93-103, 1963.

310. PALMITER (D. H.). — Variability of *Venturia inaequalis* in cultural characters and host relations. *Phytopath.*, t. 22, p. 21, 1932.

311. PALMITER (D. H.). — Variability in mono-conidial cultures of *Venturia inaequalis*. *Phytopath.*, t. 24, p. 22-47, 1934.

312. PAPAZIAN (H. P.). — Physiology of the incompatibility factors in *Schizophyllum commune*. *Bot. Gaz.*, t. 112, p. 143-163, 1950.

313. PAPAZIAN (H. P.). — Sectoring variants in *Schizophyllum*. *Amer. J. Bot.*, t. 42, p. 394-400, 1955.

314. PARAG (Y.). — Mutations in the *B* incompatibility factor of *Schizophyllum commune*. *Proc. Nat. Acad. Sci., (U. S.)*, t. 48, p. 743-750, 1962.

315. PARAG (Y.) et RAPER (J. R.). — Genetic recombination in a common-*B* cross of *Schizophyllum commune*. *Nature*, t. 188, p. 765-766, 1960.

Source : MNHN, Paris

316. PERKINS (D. D.). — Biochemical mutants in the smut fungus *Ustilago maydis*. *Genetics*, t. 34, p. 607-626, 1949.

317. PERSON (C.). — Gene-for-gene relationships in host : parasite systems. *Canad. J. Bot.*, t. 37, p. 1101-1130, 1959.

318. PITTENGER (T. H.) et COYLE (M. B.). — Somatic recombination in pseudo-wild type cultures of *Neurospora crassa*. *Proc. Nat. Acad. Sci., (U. S.)*, t. 49, p. 445-451, 1963.

319. POLE EVANS (I. B.). — The cereal rusts. — I. The development of their uredo mycelia. *Ann. Bot.*, t. 21, p. 441-446, 1907.

320. PONTECORVO (G.). — Genetic systems based on heterocaryosis. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.*, t. 11, p. 193-201, 1946.

321. PONTECORVO (G.). — Genetical techniques for self-sterile (homothallic microorganisms). *Eighth Int. Congr. Genetics, Stockholm, 1947*, p. 642-643, 1947.

322. PONTECORVO (G.). — The parasexual cycle in fungi. *Ann. Rev. Microbiol.*, t. 10, p. 393-400, 1956.

323. PONTECORVO (G.). — Trends in genetic analysis. *Columbia Univ. Press., N. Y.*, 145 p., 1958.

324. PONTECORVO (G.) et GEMMELL (A. R.). — Genetic proof of heterocaryosis in *Penicillium notatum*. *Nature*, t. 154, p. 514, 1944.

325. PONTECORVO (G.), ROPER (J. A.), HEMMONS (L. M.), MAC DONALD (K. D.) et BUFTON (A. W. J.). — The genetics of *Aspergillus nidulans*. *Adv. in Genetics*, t. 5, p. 141-238, 1953.

326. POPP (W.) et HANNA (W. F.). — Studies on the physiology of the oat smuts. *Sci. Agr.*, t. 15, p. 424-434, 1935.

327. POWERS (H. R.) et SANDO (W. J.). — Genetics of host-parasite relationship in powdery mildew of wheat. *Phytopath.*, t. 47, p. 453, 1957.

328. POWERS (H. R.) et SANDO (W. J.). — Genetic control of the host-prasite relationship in wheat powdery mildew. *Phytopath.*, t. 50, p. 454-457, 1960.

329. PRÉVOST (G.). — Etude génétique d'un basidiomycète : *Coprinus radiatus* Fr. ex Bolt. *Ann. Sc. Nat. Bot., 12e sér.*, t. 3, p. 425-613, 1962.

330. PRITCHARD (R. H.). — Localized negative interference and its bearing on models of gene recombination. *Genet. Res., Cambr.*, t. 1, p. 1-24, 1960.

331. PRUD'HOMME (N.). — Echanges nucléaires chez *Coprinus fimetarius* au cours du phénomène de Buller incompatible. *C. R. Acad. Sci., Paris*, t. 253, p. 3044-3046, 1961.

332. PRUD'HOMME (N.) et GANS (M.). — Formation de noyaux partiellement diploïdes au cours du phénomène de Buller. *C. R. Acad. Sci., Paris*, t. 247, p. 2419-2421, 1958.

333. PUTTICK (G. F.). — The reaction of the F_2 generation of a cross between a common and a *durum* wheat to two biologic forms of *Puccinia graminis*. *Phytopath.*, t. 11, p. 205-213, 1921.

Source : MNHN, Paris

334. QUINTANILHA (A.). — Contribution à l'étude génétique du phénomène de Buller. *C. R. Acad. Sci., Paris*, t. 205, p. 745-747, 1937.
335. QUINTANILHA (A.). — Deuxième contribution à l'étude génétique du phénomène de Buller. *C. R. Soc. Biol.*, t. 127, p. 1245-1248, 1938.
336. QUINTANILHA (A.). — Troisième contribution à l'étude génétique du phénomène de Buller. *C. R. Soc. Biol.*, t. 129, p. 730-734, 1938.
337. QUINTANILHA (A.). — Etude génétique du phénomène de Buller. *Bol. Soc. Broteriana, Ser.* 2, t. 13, p. 425-486, 1939.
338. QUINTANILHA (A.) et PINTO-LOPES (J.). — Aperçu sur l'état actuel de nos connaissances concernant la « conduite sexuelle » des espèces d'Hyménomycètes. *Bol. Soc. Broteriana, Ser.* 2, t. 24, p. 115-290, 1950.
339. RAPER (J. R.). — Tetrapolar sexuality. *Quart. Rev. Biol.*, t. 28, p. 233-259, 1953.
340. RAPER (J. R.), BAXTER (M. G.) et ELLINGBOE (A. H.). — The genetic structure of the incompatibility factors of *Schizophyllum commune* : the A-factor. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, (*U. S.*), t. 46, p. 833-842, 1960.
341. RAPER (J. R.), BAXTER (M. G.) et MIDDLETON (R. B.). — The genetic structure of the incompatibility factors in *Schizophyllum commune*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, (*U. S.*), t. 44, p. 889-900, 1958.
342. RAPER (J. R.) et MILES (P. G.). — The genetics of *Schizophyllum commune*. *Genetics*, t. 43, p. 530-546, 1958.
343. RAPER (J. R.) et SAN ANTONIO (J. P.). — Heterokaryotic mutagenesis in Hymenomycetes. — I. Heterokaryosis in *Schizophyllum commune*. *Amer. J. Bot.*, t. 41, p. 69-86, 1954.
344. RAPER (K. B.) et FENNEL (D. I.). — Heterokaryosis in *Aspergillus*. *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.*, t. 69, p. 1-19, 1953.
345. RAWITSCHER (F.). — Beiträge zur Kenntnis der Ustilagineen. — II. *Zeitschr. Bot.*, t. 14, p. 274-295, 1922.
346. RICHARDS (F. M.). — On the enzymic activity of subtilisin- modified ribonuclease. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, (*U. S.*), t. 44, p. 162-166, 1958.
347. RIZET (G.). — Sur les spores dimorphes et l'hérédité de leurs caractères chez un nouvel *Ascobolus* hétérothallique. *C. R. Acad. Sci., Paris*, t. 208, p. 1669-1671, 1939.
348. RIZET (G.). — De l'hétérédité du caractère « absence de pigment » dans le mycélium d'un ascomycète du genre *Podospora*. *C. R. Acad. Sci., Paris*, t. 209, p. 771-774, 1939.
349. RIZET (G.). — Les phénomènes de barrage chez *Podospora anserina*. — I. Analyse génétique des barrages entre souches *S* et *s*. *Rev. Cytol. et Biol. Vég.*, t. 13, p. 51-92, 1952.
350. RIZET (G.). — Sur l'impossibilité d'obtenir la multiplication végétative ininterrompue et illimitée de l'ascomycète *Podospora anserina*. *C. R. Acad. Sci., Paris*, t. 237, p. 838-840, 1953.

Source : MNHN, Paris

351. Rizet (G.). — Sur la longévité des souches de *Podospora anserina*. *C. R. Acad. Sci., Paris*, t. 237, p. 1106-1107, 1953.
352. Rizet (G.). — Les modifications qui conduisent à la sénescence chez *Podospora* sont-elles de nature cytoplasmique? *C. R. Acad. Sci.*, Paris, t. 244, p. 663-665, 1957.
353. Rizet (G.) et Delannoy (G.). — Sur la production, par des hétérozygotes monofactoriels de *Podospora anserina*, de gamétophytes phénotypiquement différents des gamétophytes parentaux. *C. R. Acad. Sci., Paris*, t. 231, p. 588-590, 1950.
354. Rizet (G.) et Engelmann (C.). — Contribution à l'étude génétique d'un ascomycète tétrasporé : *Podospora anserina*. *Rev. Cytol. et Biol. Vég.*, t. 11, p. 201-304, 1949.
355. Rizet (G.), Engelmann (N.), Lefort (C.), Lissouba (P.) et Mousseau (J.). — Sur un ascomycète intéressant pour l'étude de certains aspects du problème de la structure du gène. *C. R. Acad. Sci., Paris*, t. 250, p. 2050-2052, 1960.
356. Rizet (G.), Lissouba (P.) et Mousseau (J.). — Les mutations d'ascospore chez l'ascomycète *Ascobolus immersus* et l'analyse de la structure fine des gènes. *Bull. Soc. Fr. Physiol. Végét.*, t. 6, p. 175, 1960.
357. Rizet (G.), Lissouba (P.) et Mousseau (J.). — Sur l'interférence négative au sein d'une série d'allèles chez *Ascobolus immersus*. *C. R. Soc. Biol.*, t. 154, p. 1967-1970, 1960.
358. Rizet (G.) et Schecroun (J.). — Sur les facteurs cytoplasmiques associés au couple de gènes *S-s* chez le *Podospora anserina*. *C. R. Acad. Sci., Paris*, t. 249, p. 2392-2394, 1959.
359. Rizet (G.) et Sichler (G.). — Sur le camouflage durable du génotype de *Podospora anserina*. *C. R. Acad. Sci., Paris*, t. 231, p. 630-631, 1950.
360. Rizet (G.) et Sichler (G.). — Sur le démasquage du génotype des souches *sS* de *Podospora anserina*. *C. R. Acad. Sci., Paris*, t. 231, p. 719-721, 1950.
361. Rodenhiser (H. A.). — Heterothallism and hybridization in *Sphacelotheca sorghi* and *Sphacelotheca cruenta*. *Journ. Agric. Res.*, t. 45, p. 287-296, 1932.
362. Rodenhiser (H. A.). — Studies on the possible origin of physiologic forms of *Sphacelotheca sorghi* and *Sphacelotheca cruenta*. *Journ. Agric. Res.*, t. 49, p. 1069-1086, 1934.
363. Rodenhiser (H. A.). — Echinulation of chlamydospores and the pathogenicity of a previously undescribed race of *Sphacelotheca cruenta*. *Phytopath.*, t. 27, p. 643-645, 1937.
364. Rodenhiser (H. A.) et Hurd-Karrer (A. M.). — Evidence of fusion bodies from urediospores germ tubes of cereal rusts on nutrient solution agar. *Phytopath.*, t. 37, p. 744-756, 1947.
365. Roman (H.). — Studies of gene mutation in *Saccharomyces*. *Cold. Spring. Harb. Symp. Quant. Biol.*, t. 21, p. 175-185, 1956.

Source : MNHN, Paris

366. Rowell (J. B.). — Functional role of factors for sexual compatibility in haploid lines of *Ustilago zeae*. *Phytopath.*, t. 44, p. 486, 1954.

367. Rowell (J. B.). — Functional role of compatibility factors and an *in vitro* test for sexual compatibility with haploid lines of *Ustilago zeae*. *Phytopath.*, t. 45, p. 370-374, 1955.

368. Rowell (J. B.) et de Vay (J. E.). — Genetics of *Ustilago zeae* in relation to basic problems of its pathogenicity. *Phytopath.*, t. 44, p. 356-362, 1954.

369. Rudolff (C. F.). — *Venturia inaequalis* (Cke.) Aderh. — III. Zur Formenmannigfaltigkeit des Pilzes. *Gartenb.-Wissenschaft*, t. 9, p. 105-119, 1934.

370. Ruttle (M. L.). — Studies on barley smuts and on loose smut of wheat. *New York Agric. Exp. Stat. Techn. Bull. 221*, 39 p., 1934.

371. Sampson (K.) et Western (J. H.). — The biology of the oat smuts. — V. A ten years'survey of six spore collections. Propagation, screening and monospore isolation experiments. *Ann. Appl. Biol.*, t. 25, p. 490-505, 1939.

372. Sansome (E. R.). — Heterokaryosis, mating-type factors, and sexual reproduction in *Neurospora*. *Bull. Torrey Bot. Club.*, t. 73, p. 397-409, 1946.

373. Sass (J. E.). — The cytological basis for homothallism and heterothallism in the Agaricaceae. *Amer. J. Bot.*, t. 16, p. 663-701, 1929.

374. Schecroun (J.). — Sur la réversion provoquée des souches *sS* en souches *s* chez *Podospora anserina*. *C. R. Acad. Sci., Paris*, t. 246, p. 1268-1270, 1958.

375. Schecroun (J.). — Sur la nature de la différence cytoplasmique entre souches *s* et *sS* de *Podospora anserina*. *C. R. Acad. Sci., Paris*, t. 248, p. 1394-1397, 1959.

376. Schmidt (M.). — *Venturia inaequalis* (Cke.) Aderh. — IV. Weitere Beiträge zur Rassenfrage beim Erreger des Apfelschorfes. *Gartenb.-Wissenschaft*, t. 9, p. 364-389, 1935.

377. Schmidt (M.). — *Venturia inaequalis* (Cke.) Aderh. — V. Weitere Untersuchungen über die auf verschiedenen Baümen lebenden Populationen des Apfelschorfpilzes. *Gartenb-Wissenschaft*, t. 10, p. 422-427, 1936.

378. Schmidt (M.). — *Venturia inaequalis* (Cke.) Aderh. — VI. Zur Frage nach dem Vorkommen physiologisch spezialisierter Rassen beim Erreger des Apfelschorfes. Erste Mitteilung. *Gartenb.-Wissenschaft*, t. 10, p. 478-499, 1936.

379. Schmidt (M.). — *Venturia inaequalis* (Cke.) Aderh. — VII. Zur Morphologie und Physiologie der Widerstandsfähigkeit gegen den Erreger des Apfelschorfes. *Gartenb.-Wissenschaft*, t. 11, p. 221-230, 1937.

Source : MNHN, Paris

380. SCHMIDT (M.). — *Venturia inaequalis* (Cke.) Aderh. — X. Zur Vererbung der morphologischen Merkmale auf künstlichem Substrat und der Aggressivität gegenüber bestimmten Wirten bei Einsporenherkünften des Apfelschorfpilzes. *Gartenb.-Wissenschaft*, t. 15, p. 118-139, 1940.

381. SCHWINGHAMER (E. A.). — The relation between radiation dose and the frequency of mutations for pathogenicity in *Melampsora lini*. *Phytopath.*, t. 49, p. 260-269, 1959.

382. SEQUEIRA (L.). — Nuclear phenomena in the basidia and basidiospores of *Omphalia flavida*. *Mycologia*, t. 46, p. 470-483, 1954.

383. SERRA (J. A.). — A position effect explanation of gene conversion. *Nature*, t. 183, p. 700, 1959.

384. SHARPE (H. S.). — A closed system of cytoplasmic variation in *Aspergillus glaucus*. *Proc. Roy. Soc., Ser. B*, t. 148, p. 355, 1958.

385. SHAY (J. R.) et KEITT (G. W.). — *Venturia inaequalis* (Cke.) Wint. III. The inheritance of certain mutant characters in *Venturia inaequalis*. *Journ. Agric. Res.*, t. 70, p. 31-41, 1945.

386. SHEAR (C. L.) et DODGE (B. O.). — Red bread mold fungi of the *Monilia sitophila* group, life histories and heterothallism. *Journ. Agric. Res.*, t. 34, p. 1019-1042, 1927.

387. SIANG (W. N.). — Observations on *Tilletia cerebrina*. *Mycologia*, t. 46, p. 238-244, 1954.

388. SINGER (S. J.) et ITANO (H. A.). — On the asymmetrical dissociation of human hemoglobin. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, (*U. S.*), t. 45, p. 174-184, 1959.

389. SINGLETON (J. R.). — Chromosome morphology and the chromosome cycle in the ascus of *Neurospora crassa*. *Amer. J. Bot.*, t. 40, p. 124-144, 1953.

390. SLEUMER (H. O.). — Über Sexualität und Zytologie von *Ustilago zeae* (Beckm.) Ung. *Zeitschr. Bot.*, t. 25, p. 208-263, 1932.

391. SLONIMSKI (P. P.). — Action de l'acriflavine sur les Levures. — IV. Mode d'utilisation du glucose par les mutants « petite colonie ». *Ann. Inst. Pasteur*, t. 76, p. 510-530, 1949.

392. SLONIMSKI (P. P.) et EPHRUSSI (B.). — Action de l'acriflavine sur les Levures. — V. Le système des cytochromes des mutants « petite colonie ». *Ann. Inst. Pasteur*, t. 77, p. 47-63, 1949.

393. SMITH (G. S.). — Inheritance of stem rust reaction in tetraploid wheat hybrids. — I. Allelic genes in Mindum *durum* × Vernal emmer. *Agron. Journ.*, t. 49, p. 134-137, 1957.

394. SNIDER (P. J.) et RAPER (J. R.). — Nuclear migration in the basidiomycete *Schizophyllum commune*. *Amer. J. Bot.*, t. 45, p. 538-546, 1958.

395. SNYDER (W. C.) et HANSEN (H. N.). — Species concept, genetics, and pathogenicity in *Hypomyces solani*. *Phytopath.*, t. 44, p. 338-342, 1954.

Source : MNHN, Paris

396. STADLER (D. R.). — A map of linkage group VI of *Neurospora crassa*. *Genetics*, t. 41, p. 528-543, 1956.

397. STADLER (D. R.). — Gene conversion of cysteine mutants in *Neurospora*. *Genetics*, t. 44, p. 647-655, 1959.

398. STADLER (D. R.). — The relationship of gene conversion to crossing-over in *Neurospora*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, (*U. S.*), t. 45, p. 1625-1629, 1959.

399. STAKMAN (E. C.) et CHRISTENSEN (J. J.). — Heterothallism in *Ustilago zeae*. *Phytopath.*, t. 17, p. 827-834, 1927.

400. STAKMAN (E. C.), CHRISTENSEN (J. J.), EIDE (C. J.) et PETERSON (B.). — Mutation and hybridization in *Ustilago zeae*. *Minn. Agr., Exp. Stat. Techn. Bull. 65*, 1929.

401. STAKMAN (E. C.), KERNKAMP (M. F.), KING (T. H.) et MARTIN (W. J.). — Genetic factors for mutability and mutant characters in *Ustilago zeae*. *Amer. J. Bot.*, t. 30, p. 37-48, 1943.

402. STAKMAN (E. C.), KERNKAMP (M. F.), MARTIN (W. J.) et KING (T. H.). — The inheritance of a white mutant character in *Ustilago zeae*. *Phytopath.*, t. 33, p. 943-949, 1943.

403. STAKMAN (E. C.), LEVINE (M. N.) et COTTER (R. U.). — Origin of physiologic forms of *Puccinia graminis* through hybridization and mutation. *Sci. Agr.*, t. 10, p. 705-720, 1930.

404. STAKMAN (E. C.), TYLER (L. J.) et HAFSTAD (G. E.). — The constancy of cultural characters and pathogenicity in variant lines of *Ustilago zeae*. *Bull. Torrey Bot. Club*, t. 60, p. 565-572, 1933.

405. STAKMAN (E. C.), TYLER (L. J.), HAFSTAD (G. E.) et SHARVELLE (E. C.). — Experiments in physiologic specialization and nature of variation in *Ustilago zeae*. *Phytopath.*, t. 25, p. 34, 1935.

406. STRICKLAND (W. N.). — Abnormal tetrads in *Aspergillus nidulans*. *Proc. Roy. Soc., Ser. B*, t. 149, p. 533-542, 1958.

407. SUSKIND (S. R.). — Properties of a protein antigenicaly related to tryptophan synthetase in *Neurospora crassa*. *J. Bacteriol.*, t. 74, p. 308-318, 1957.

408. SUSKIND (S. R.) et KUBEK (L. I.). — On a mechanism of suppressor gene regulation of tryptophan synthetase activity in *Neurospora crassa*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, (*U. S.*), t. 45, p. 193-196, 1959.

409. SUSKIND (S. R.), YANOFSKY (C.) et BONNER (D. M.). — Allelic strains of *Neurospora* lacking tryptophan synthetase : a preliminary immunochemical characterization. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, (*U. S.*), t. 41, p. 577-582, 1955.

410. SWIEZYNSKI (K. M.) et DAY (P. R.). — Heterokaryon formation in *Coprinus lagopus*. *Genet. Res., Cambr.*, *t.* 1, p. 114-128, 1960.

411. SWIEZYNSKI (K. M.) et DAY (P. R.). — Migration of nuclei in *Coprinus lagopus*. *Genet. Res., Cambr.*, t. 1, p. 129-139, 1960.

412. SZILARD (L.). — The control of the formation of specific proteins in Bacteria and animal cells. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, (*U. S.*), t. 46, p. 277-292, 1960.

Source : MNHN, Paris

413. TAPKE (V. F.). — An undescribed loose smut of Barley. *Phytopath.*, t. 22, p. 869-870, 1932.

414. TAPKE (V. F.). — Occurence, identification, and species validity of the barley loose smuts, *Ustilago nuda*, *U. nigra* and *U. medians*. *Phytopath.*, t. 33, p. 194-209, 1943.

415. TAPKE (V. F.). — Evidence of hybridization between physiologic races of *Ustilago hordei* in passage through host. *Phytopath.*, t. 34, p. 993, 1944.

416. TAVLITZKI (J.). — Action de l'acriflavine sur les Levures. — III. Etude de la croissance des mutants « petite colonie ». *Ann. Inst. Pasteur*, t. 76, p. 497-509, 1949.

417. TAYLOR (J. H.). — The time and mode of duplication of chromosomes. *Amer. Nat.*, t. 91, p. 201-221, 1957.

418. TAYLOR (J. H.). — The organization and duplication of genetic material. *Proc. 10e Int. Congr. Genet.*, t. 2, p. 63-78, 1958.

419. THREN (R.). — Gewinnung und Kultur von monokaryotischen und dikaryotischen Myzel. *Zeitschr. Bot.*, t. 31, p. 337-391, 1937.

420. TINLINE (R. D.). — Studies on the perfect stage of *Helminthosporium sativum*. *Canad. J. Bot.*, t. 29, p. 467-478, 1951.

421. TINLINE (R. D.) et DICKSON (J. G.). — *Cochliobolus sativus*. — I. Perithecial development and the inheritance of spore color and mating type. *Mycologia*, t. 50, p. 697-706, 1958.

422. TYLER (L. J.). — Variation in *Sphacelotheca sorghi* (Link) Clinton. *Minn. Agr. Exp. Stat. Techn. Bull. 133*, 48 p., 1938.

423. TYLER (L. J.) et SHUMWAY (C. P.) — Hybridization between *Sphacelotheca sorghi* and *Sorosporium reilianum*. *Phytopath.*, t. 25, p. 375-376, 1935.

424. ULLSTRUP (A. J.) et BRUNSON (A. M.). — Linkage relationships of a gene in corn determining susceptibility to a *Helminthosporium* leaf spot. *J. Amer. Soc. Agron.*, t. 39, p. 606-609, 1947.

425 VAHEEDUDDIN (S.). — Hybridization between *Sphacelotheca cruenta* and *Sorosporium reilianum*. *Phytopath.*, t. 26, p. 111, 1936.

426. VAHEEDUDDIN (S.). — Observations and experiments on diseases of plants in Hyderabad State, India. *Proc. Minn. Acad. Sci.*, t. 4, p. 47-50, 1937.

427. VAHEEDUDDIN (S.). — The production of a new physiologic race of *Sphacelotheca sorghi*. *Phytopath.*, t. 28, p. 656-659, 1938.

428. VAHEEDUDDIN (S.). — The pathogenicity and genetics of some *Sorghum* smuts. *Minn. Agr. Exp. Stat. Techn. Bull. 154*, 46 p., 1942.

429. VAKILI (N. G.) et CALDWELL (R. M.). — Recombination of spore color and pathogenicity between uredial clones of *Puccinia recondita* f. sp. *tritici*. *Phytopath.*, t. 47, p. 536, 1957.

430. VANDENDRIES (R.). — Sur la sexualité des Basidiomycètes. *C. R. Acad. Sci., Paris*, t. 203, p. 1284-1286, 1936.

Source : MNHN, Paris

431. VANDERWALLE (R.). — Contribution à l'étude des maladies charbonneuses de l'Orge. *Bull. Inst. Agron. et Stat. Rech., Gembloux*, t. 1, p. 291-322, 1932.

432. VAN SCHAIK (T.) et LE ROUX (P. M.). — Genetic nature of some sources of resistance to leaf blight in maize caused by *Helminthosporium turcicum*. *South African J. Agr. Sci.*, t. 2, p. 255-259, 1959.

433. WATSON (I. A.). — Mutation for increased pathogenicity in *Puccinia graminis* var. *tritici*. *Phytopath.*, t. 47, p. 507-509, 1957.

434. WATSON (I. A.). — Further studies on the production of new races from mixtures of races of *Puccinia graminis* var. *tritici* on wheat seedlings. *Phytopath.*, t. 47, p. 510-512, 1957.

435. WATSON (I. A.) et LUIG (N. H.). — Somatic hybridization in *Puccinia graminis* var. *tritici*. *Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, Part 2*, t. 83, p. 190-195, 1958.

436. WESTERN (J. H.). — Sexual fusion in *Ustilago avenae* under natural conditions. *Phytopath.*, t. 27, p. 547-553, 1937.

437. WHEELER (H. E.). — Linkage groups in *Glomerella cingulata*. *Phytopath.*, t. 43, p. 489, 1953.

438. WHEELER (H. E.). — Genetics and evolution of heterothallism in *Glomerella*. *Phytopath.*, t. 44, p. 342-345, 1954.

439. WHEELER (H. E.). — Linkage groups in *Glomerella*. *Amer. J. Bot.*, t. 43, p. 1, 1956.

440. WHEELER (H. E.). — Genetics of fungi. *Ann. Rev. of Microbiol.*, t. 12, p. 365-382, 1958.

441. WHEELER (H. E.) et DRIVER (C. H.). — Genetics and cytology of a mutant, dwarf-spored *Glomerella*. *Amer. J. Bot.*, t. 40, p. 694-702, 1953.

442. WHEELER (H. E.) et MAC GAHEN (J. W.). — Genetics of *Glomerella*. X. Genes affecting sexual reproduction. *Amer. J. Bot.*, t. 39, p. 110-119, 1952.

443. WHEELER (H. E.), OLIVE (L. S.), ERNEST (C. T.) et EDGERTON (C. W.). — Genetics of *Glomerella*. — V. Crozier and ascus development. *Amer. J. Bot.*, t. 35, p. 722-728, 1948.

444. WHITEHOUSE (H. L. K.). — Multiple allelomorph heterothallism in the fungi. *New Phytol.*, t. 48, p. 212-244, 1949.

445. WHITEHOUSE (H. L. K.). — A survey of heterothallism in the Ustilaginales. *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, t. 34, p. 340-355, 1951.

446. WIESMANN (R.). — Untersuchungen über Apfel- und Birnschorfpilz *Fusicladium dendriticum* (Wallr.) Fckl. und *Fusicladium pirinum* (Lib.) Fckl. sowie die Schorfanfälligkeit einzelner Apfel- und Birnsorten. *Landw. Jahrb. der Schweiz*, t. 35, p. 109-156, 1931.

447. WILCOX (M. S.). — The sexuality and arrangement of the spores in the ascus of *Neurospora sitophila*. *Mycologia*, t. 20, p. 3-17, 1928.

Source : MNHN, Paris

448. WILCOXSON (R. D.) et PAHARIA (K. D.). — A study of the progeny from the self-fertilization of race 111 of *Puccinia graminis* var. *tritici*. *Phytopath.*, t. 48, p. 644-645, 1958.

449. WOODWARD (D. O.). — Enzyme complementation *in vitro* between adenylo-succinaseless mutants of *Neurospora crassa*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, (*U. S.*), t. 45, p. 846-850, 1959.

450. WOODWARD (D. O.), PARTRIDGE (C. W. H.) et GILES (N. H.). — Complementation at the *ad-4* locus in *Neurospora crassa*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, (*U. S.*), t. 44, p. 1237-1244, 1958.

451. WOODWARD (V. W.). — Complementation and recombination among *pyr-3* heteroalleles of *Neurospora crassa*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, (*U. S.*), t. 48, p. 348-355, 1962.

452. YEN (H. C.). — Recherches expérimentales sur la sexualité des Calocérales. *C. R. Acad. Sci., Paris*, t. 225, p. 1367-1368, 1947.

453. YURA (T.). — Genetic alteration of pyrroline-5-carboxylate reductase in *Neurospora crassa*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, (*U. S.*), t. 45, p. 197-204, 1959.

454. ZICKLER (H.). — Genetische Untersuchungen an einen heterothallischen Askomyzeten (*Bombardia lunata* nov. sp.). *Planta*, t. 22, p. 573-613, 1934.

455. ZILLIG (H.). — Über spezialisierte Formen beim Antherenbrand *Ustilago violacea* (Pers.) Fück. *Zbl. Bakt.* (*II*), t. 53, p. 33-74, 1921.

456. ZIMMER (D. E.) et SCHAFER (J. F.). — A spontaneous change for virulence in *Puccinia coronata*. *Phytopath.*, t. 49, p. 556, 1959.

457. ZIMMER (D. E.), SCHAFER (J. F.) et PATTERSON (F. L.). — Mutations for virulence in *Puccinia coronata*. *Phytopath.*, t. 53, p. 171-176, 1963.

(*Laboratoire de Cryptogamie*
du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.)

Source : MNHN, Paris

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE

■

Andreas **Bresinsky.** — Beiträge zur Blätterpilzflora von Südbayern. Sonderdruck aus den Berichten der Bayerischen Botanischen Gesellschaft, Band 35, p. 12-19, München 1962.

Zur Kenntnis der Weissen Schnecklinge, Ein Revisionsschlüssel für die Sektion *Hygrophorus* (Gattung *Hygrophorus-Agaricales*). Sonderdruck aus den Zeitschrift für Pilzkunde, Band 29, Heft I, p. 4-13, 12 fig., 1963.

Ökologische Beobachtungen an einem Bayerischen Fund von *Volvariella surrecta*. Sonderdruck aus den Berichten der Bayerischen Gesellschaft, Band 36, p. 5-8, 1 pl., 1 pl. phot., München 1963.

Botanische Kurzberichte. Sonderdruck aus den Berichten der Bayerischen Botanischen Gesellschaft, Band 36, p. 63-66, 1 fig., München 1963.

Exsikkatenschlüssel für die Gattung *Gomphidius* in Mitteleuropa (Agaricales). Mitt. Bot. München, Band 5, p. 125-134, 1 fig., déc. 1963.

A. **Chaves Batista** et Coll. — *Haplotelitheca* N. Gen. E Novas Espécies de *Eremotheca* da Amazônia. Instituto de Micologia Universidade do Recife, Publicação n° 388, p. 1-34, 9 fig., 1963.

Diversas novas entidades da familia Micropeltaceae. Instituto de Micologia Universidade do Recife, Publicação n° 390, p. 1-39, 10 fig., 1963.

Novos fungos *Micropeltidium*, do Amazonas. Instituto de Micologia Universidade do Recife, Publicação n° 391, p. 1-24, 8 fig., 1963.

Polyetronaceae N. Fam. de fungos de himênio invertido. Instituto de Micologia Universidade do Recife, Publicação n° 394, p. 1-11, 1 fig., 1963.

Source : MNHN, Paris

Publications de Phytopathologistes d'Iran.

M. **Salvatian.** — List of pest of Cotton, Kenaf, Flax, Sugarbeet, Sugar cane, Tobaceo, Sesame and Costor beans. Entomologie et Phytopathologie appliquées, Téhéran, n° 18, sept. 1959, p. 62.

Dr. K. **Goodarzy** et M. **Vaezi.** — Insecticides trials for Soun pest. Entomologie et Phytopathologie appliquées, Téhéran, n° 18, sept. 1959, p. 76.

Dr. G. **Scharif.** — *Corynebacterium iranicum* sp. nov. on Wheat (*Triticum vulgare* L.) in Iran, and a comparative study of it, with *C. tritici* and *C. rathayi*. Entomologie et Phytopathologie appliquées, Téhéran, n° 19, mars 1961, p. 1.
Studies of Graminicolous Species of *Helminthosporium*. Téhéran, Ministry of Economy's Press, 1963.

Eng. A. **Gharib.** — *Lobesia botrana* (Schiff.). Entomologie et Phytopathologie appliquées, Téhéran, n° 19, mars 1961, p. 25.

Eng. M. **Safavi.** — Progress and experiments in the Biology of the soun pest *Eurygaster integriceps* Put. Entomologie et Phytopathologie appliquées, Téhéran, n° 19, mars 1961, p. 28.

Eng. S. **Eghlidi.** — Ear miner moth (*Hadena basilinea* F.). Entomologie et Phytopathologie appliquées, Téhéran, n° 20, mars 1962, p. 1.
Cereal leaf miner (*Syringopais temperatella* Led.). Entomologie et Phytopathologie appliquées, Téhéran, n° 20, mars 1962, p. 3.

Dr. A. **Zomorrodi.** — Les expériences et observations sur la lutte biologique d'*Eurygaster integriceps* Put. Entomolobie et Phytopathologie appliquées, Téhéran, n° 20, mars 1962, p. 5.

Eng. R. **Dourindiche.** — *Stephantis pyri* F. Entomologie et Phytopathologie appliquées, Téhéran, n° 20, mars 1962, p. 7.

Eng. N. **Zalpoor.** — *Mycosphaerella Rabiei* Kovacevski. Entomologie et Phytopathologie appliquées, Téhéran, n° 21, mai 1963, p. 4.

Dr. E. **Niemann** et Eng. N. **Zalpoor.** — The occurence of *Peronospora tabacina* Adam in Iran in 1962. Entomologie et Phytopathologie appliquées, Téhéran, n° 21, mai 1963, p. 5.

Source : MNHN, Paris

ANALYSES BIBLIOGRAPHIQUES

■

J. L. Bourdon, J. Gautier et F. Poutrel. — Fiches techniques de Mycologie courante. 96 p., 128 fig. L'expansion, édit. 1963.

Cet ouvrage concerne essentiellement la mycologie médicale et s'adresse à la fois au personnel des laboratoires de biologie, chargé de mettre en évidence et d'identifier des champignons dans les produits pathologiques soumis à son analyse, et aux cliniciens qui ont à interpréter les résultats fournis par le laboratoire. Les facteurs présentent donc des « fiches de travail » exposant systématiquement tout ce qu'il est nécessaire de savoir et de faire pour établir le diagnostic des mycoses les plus courantes groupées en trois chapitres principaux : teignes, candidoses, aspergilloses, et d'autres mycoses : mucormycoses et affections diverses moins fréquentes en France métropolitaine.

Tous les éléments nécessaires au diagnostic de laboratoire sont successivement envisagés : examen direct des prélèvements, techniques de culture du champignon pathogène, caractères macroscopiques et microscopiques des cultures, et, quand il y a lieu, diagnostic biochimique (pour les *Candida*), et réactions sérologiques.

La typographie est très claire; l'illustration est abondante et bien conçue : de nombreuses photographies sont accompagnées du schéma correspondant, décalqué, qui les explicite, technique dont pourraient heureusement s'inspirer nombre de mycologues qui cèdent volontiers à la facilité de l'illustration photographique.

Bref, ces fiches semblent parfaitement conçues et réalisées pour le plus grand bien de la mycologie clinique et on ne pourrait qu'en féliciter les auteurs, si toutefois les chapitres concernant les mycoses n'étaient précédés de « généralités sur les champignons pathogènes » (et autres) où s'affiche une connaissance des plus hasardeuses des termes de la mycologie générale : l'illustration fantaisiste d'une baside en est l'exemple le plus choquant; on en relèverait aisément quelques autres. C'est d'autant plus regrettable que la plupart de ces notions ne sont ici d'aucune utilité : pourquoi définir (et illustrer, hélas!) le sclérote ou la basidiospore, alors que ces termes ne seront pas employés dans l'ouvrage? Et quel besoin de parer du jargon des mycologues des organismes plus simplement et efficacement définis par un terme d'usage courant, manquât-il de précision scientifique? Il importe peu à la laborantine ou au clinicien que les *Candida* ou les *Cryptococcus*

Source : MNHN, Paris

soient des Eumycètes Adélomycètes Thallosporés Blastosporés; et il est fort heureux qu'on ajoute à leur usage : « autrement dit ce sont des *levures* ».

Il n'y a pas lieu toutefois de reprendre à cette occasion le procès d'intention que nous faisions il y a quelques années aux mycologues médicaux à propos d'un autre manuel pratique. Ces critiques ne touchent pas au fond de l'ouvrage, qui semble — et les utilisateurs confirmeront sans doute ce jugement — atteindre parfaitement le but pratique qu'il s'est proposé. Et il serait facile, dans une nouvelle édition, de remédier aux erreurs et aux approximations qui irritent les puristes en mycologie générale.

J. N.

W. B. Cooke. — A Laboratory guide to fungi in polluted waters, sewage, and sewage treatment systems. Their identification and culture. Public Health Serv. Public. n° 999 WP I, 132 p., Cincinnati, 1963.

Les services de santé de l'Ohio publient une série de mises au point sur les travaux de recherche et les réalisations techniques intéressant l'hygiène du « biotope » humain. L'un des problèmes, et non des moindres, qui se pose aux responsables de la santé publique, est celui de la distribution de l'eau, de sa purification, et de l'élimination des déchets domestiques. Depuis de nombreuses années W. Bridge Cooke consacre son activité à l'étude de la microflore fongique des eaux polluées, et au rôle des champignons dans l'épuration des effluences d'égouts.

Jusqu'à une époque récente, les champignons étaient considérés comme des organismes superflus et même nuisibles dans les égoûts et dans leurs dispositifs d'épuration. La vulgarisation des procédés biologiques d'épuration met en évidence, au contraire, le rôle actif et important des champignons filamenteux et des levures dans le processus de purification des eaux usées; une connaissance plus précise de la biologie de ces microorganismes dans leurs relations avec les autres composants du biotope ne peut que servir au progrès des techniques appliquées à ce grave problème.

La publication de W. B. Cooke n'est pas un ouvrage de technologie, mais elle apporte la base théorique indispensable à ces travaux, en permettant l'identification et la classification des champignons isolés des égouts, eaux d'épandage, bassins de traitement, et en retraçant leur habitat d'origine. A ce titre, elle ne s'adresse pas seulement à un groupe limité de techniciens, mais elle est susceptible d'intéresser bon nombre de mycologues, et d'abord par la variété des organismes dont il est fait mention, depuis les champignons strictement aquatiques végétant dans les eaux courantes, jusqu'à des espèces du sol

Source : MNHN, Paris

isolées des boues et des dépôts des filtres d'épuration. Les techniques d'isolement et de culture de ces microorganismes sont clairement exposées; les clés pour leur identification ne visent pas à la rigueur et à la propriété des termes exigées par les spécialistes mais, réduites aux données essentielles, elles sont précises et d'un emploi commode. L'illustration est abondante, claire, et révèle le mycologue averti; la plupart des schémas sont originaux, dessinés à la chambre claire d'après des préparations extemporanées de matériel en culture; les détails de structure caractéristiques de l'espèce sont en général bien mis en évidence, et l'on relève peu d'erreurs ou d'imprécisions (par exemple, sous la dénomination et la description de *Stemphylium botryosum* est figuré le *Pythomyces chartarum*). Nous soulignons d'autant plus volontiers la qualité de l'illustration, qu'elle est trop souvent négligée dans les manuels à l'usage des spécialistes d'une branche connexe de la mycologie.

Enfin, les mycologues non avertis des problèmes de pollution des eaux liront avec intérêt les courtes pages relatives à la biologie des champignons dans ce type d'habitat, et la mention de l'origine des espèces isolées et présentées par l'auteur.

J. N.

James G. Horsfall et Kenneth F. Baker. — Annual Review of Phytopathology. Vol. 1, 469 p., *Annual Reviews, Palo Alto, California*, 1963.

La grande abondance de publications concernant la phytopathologie a rendu nécessaire l'établissement de mises au point périodiques concernant les diverses branches de cette science.

Ce premier volume nous apporte des éléments fort intéressants concernant des sujets variés. C'est ainsi que le rôle des substances de croissance dans les maladies des plantes est étudié par Luis Sequeira (p. 5-30) : on y voit l'importance des synthèses d'auxines dans la production de cécidies, on y analyse les effets de ces substances sur la physiologie de la plante malade; leur influence sur le mécanisme de flétrissement et leur compétition avec des composés phénoliques sont particulièrement importants.

Selon Georges H. Hepting (p. 31-50), les maladies des arbres forestiers sont fréquemment liées au « climat ». Les modifications de celui-ci au cours des 50 dernières années auraient eu un rôle dans le comportement de divers parasites.

Les généticiens J. R. Parmeter, W. C. Snyder et R. E. Reichle (p. 51-76) rapportent les récents travaux concernant l'hétérocaryose et la variabilité chez les Champignons pathogènes : l'hétérocaryose exalte généralement l'activité pathogène; c'est cependant là un domaine d'hypothèses où il reste beaucoup à vérifier.

Source : MNHN, Paris

La mise au point concernant la chimie et la physiologie de l'action fongicide est l'œuvre de Robert G. Owens (p. 77-100). L'inhibition de systèmes enzymatiques, l'inactivation de catalyseurs et la formation de chélates sont envisagées. Une mention spéciale est faite des dérivés de l'acide dithiocarbamique et des agents d'alkylation.

William A. Kreutzer (p. 101-126) traite de la toxicité sélective des produits chimiques à l'égard des micro-organismes du sol. Certains composés détruisent toute la microflore tellurique, d'autres sont spécifiques et l'on distingue par exemple aisément ceux qui sont actifs contre les *Pythium* et ceux qui inhibent les *Rhizoctonia*.

A J. D. Menzies (p. 127-144) revient la charge d'envisager l'écologie des Champignons du sol en liaison avec leur pouvoir pathogène. Plusieurs techniques de mise en évidence de ces Champignons ont été proposées; chacune a ses mérites et ses défauts.

La biologie des virus transmis par le sol est révisée par C. H. Cadman (p. 143-172). Les travaux récents sur le rôle de l'*Olpidium brassicae* comme vecteur de virus sont notamment signalés.

Le problème de la multiplication des virus dans les cellules de l'hôte est abordé par K. W. Mundry (p. 173-196) tandis que la physiologie des plantes virosées est étudiée par T. O. Diener (p. 197-218).

Les plantes réagissent aux attaques des Nématodes et cet aspect de la pathologie végétale est analysé par L. R. Krusberg (p. 219-240).

C'est d'écologie des maladies fongiques transmises par le sol que traite David Park (p. 241-258) et les interactions entre la plante-hôte, la microflore du sol et le pouvoir pathogène des Champignons sont particulièrement soulignés.

Michael Shaw (p. 259-294) indique les données récentes concernant la physiologie des Urédinales et en particulier les rapports hôte-parasite dans les affections qu'elles provoquent.

L'importance de l'étude biochimique des réactions de défense des plantes et leur rôle dans la résistance aux maladies sont soulignés par Kohei Tomiyama (p. 295-324). La question des phytoalexines est, à ce sujet, évoquée par I.A.M. Cruickshank (p. 351-374). Les multiples travaux modernes sur la dégradation de la cellulose sont analysés par Brigitta Norkrans (p. 325-350).

Le problème particulier des variations dans le genre *Phytophthora* fait l'objet d'une mise au point de D. C. Erwin, G. A. Zentmyer, J. Galindo et J. S. Niederhauser (p. 375-396).

L'ouvrage se termine par un article de Norio Okabe et Masao Goto (p. 397-418) sur les bactériophages en relation avec les maladies des plantes.

Une table des auteurs cités et une table alphabétique des matières rendent ce livre d'une consultation aisée.

Le prochain volume sera consacré à d'autres questions de phytopathologie. De telles mises au point sont de la plus grande utilité.

Cl. M.

Source : MNHN, Paris

SUPPLÉMENT

A LA REVUE DE MYCOLOGIE

Chronique de l'amateur

■

HERBORISATIONS SOUS LES TROPIQUES

J'ai eu le rare privilège, depuis quelques années, de pouvoir parcourir quelques forêts tropicales à Madagascar, à la Réunion et aux Comores. Il est inutile de dire quelle sensation d'émerveillement procure à un Européen la rencontre d'une végétation foisonnante, souvent gigantesque, plus souvent encore dont les formes sont tellement extravagantes et exorbitantes qu'on a le sentiment d'avoir atterri sur une autre planète. Je songe tout spécialement aux forêts sèches du sud de Madagascar, faites d'arbres sans feuilles, aux troncs renflés comme des bouteilles, aux rameaux charnus et divariqués semblables à des cigares emboutis les uns au bout des autres, ou bien couverts d'épines impitoyables, ou gorgés de sucs toxiques qui les mettent à l'abri de toute espèce de prédateurs. Cette forêt bleuâtre ou argentée, à la fois sinistre et fascinante, constitue peut-être le spectacle végétal le plus étonnant de la terre. A moins qu'il ne faille chercher des plantes plus étranges encore dans le massif à peine exploré de l'Isalo, où prospèrent les Pachypodiums, semblables à des bonbonnes d'aluminium d'où s'échappent quelques tiges épineuses qui se couronnent à la saison de superbes fleurs jaunes, les Céropegia qui échappent à toute description, tellement que les premiers exemplaires envoyés en France ont été jetés au panier, car on les avait pris pour des farces, ou les Cynanchums, qu'on prend pour du bois mort, car ils sont faits de tiges sans feuilles recouvertes de lichens blanchâtres qui créent une illusion parfaite. Mais ces lieux arides sont sans doute peu propices aux Champignons, car je n'y en ai pas vu un seul. Il est vrai qu'à d'autres saisons on doit pouvoir y découvrir toute une gamme de Gastéromycètes, si j'en juge par quelques squelettes de Podaxons et de Battarea (ou du moins analogues) sur lesquels j'ai eu la chance de tomber.

Source : MNHN, Paris

Mais la forêt tropicale classique est beaucoup plus riche. Je ne sais pourquoi, je m'étais toujours attendu à y trouver des Champignons énormes, peut-être sur la foi de vieilles légendes. Et en effet, on peut y admirer de gros Champignons, mais dans l'ordre des Polypores. Les Ungulina, les Fomes, les Ganoderma, y prennent des proportions inattendues, cependant pas tellement plus majestueuses que celles de nos espèces européennes. A vue de nez (car le malheur veut qu'un mycologue de chez nous, transporté là-bas sans éducation préalable se trouve pour ainsi dire aveugle devant tant d'espèces inconnues) on peut estimer que cette flore des Polypores africains ou « iliens » doit être illimitée, tant on en voit de formes différentes en fort peu de temps. Ainsi, notre *Ganoderma lucidum* est là-bas représenté par des douzaines de formes (ou peut-être d'espèces) qui diffèrent entre elles par la longueur ou l'absence du stipe, par l'épaisseur de celui-ci, par la forme et l'épaisseur du chapeau, qui peut ressembler à une petite cuiller au bout d'un long manche filiforme, ou au contraire s'épater largement au ras du sol. Ceux qu'on voit pousser sur les racines des Filaos au bord de la mer, dans un milieu chaud et très lumineux, sont massifs et sessiles, tandis que ceux de la grande forêt s'allongent démesurément, comme si l'ombre les condamnait à chercher la lumière. Mais tous gardent ce vernis caractéristique et ces belles couleurs brillantes, qui ne trompent pas et permettent de savoir à quoi on a affaire, même si on ignore l'adjectif spécifique.

Autres Champignons de dimensions raisonnables : les innombrables Lentins et Pleurotes (ou analogues) qui colonisent le bois mort et pourrissant. Et de même le superbe *Stereum lobatum*, dont les éventails peuvent avoir 20 cm de rayon, et que les gens de la Réunion appellent « Champignons de tôle ». Autres Champignons monumentaux: certains Bolets des savanes, comme *Boletus Colossus*, décrit ici même et dans le premier numéro de cette revue par Roger Heim, mais je n'ai pu le rencontrer. Il est d'ailleurs fort rare, et mes amis botanistes de Madagascar ne l'ont vu qu'une ou deux fois dans leur carrière.

Dans la grande forêt humide, à la saison des pluies, on est surpris en revanche de la quantité effroyable (le terme n'est pas trop fort) de toutes petites espèces qui colonisent les feuilles mortes. Il y a là une foison de Mycènes et de Marasmes en particulier, qui doit avoir quelque chose de désespérant pour le déterminateur le plus déterminé. Dans la forêt primitive de Nosi-Bé, je

Source : MNHN, Paris

n'exagère pas en disant que j'en ai vu des milliards d'exemplaires, et probablement répartis entre quelques centaines d'espèces différentes. Leur variété d'apparence est également extrême. Si les Marasmes évoquent les nôtres par leur silhouette et leur consistance, ils sont tous beaucoup plus minces si c'est possible, et pourvus d'ornements inconnus des nôtres au même degré, poils hérissés, écailles, feutrages épais, cannelures profondes, et presque tous de couleurs ternes, variant du gris foncé au blanc argenté et brillant.

Quant aux Mycènes, elles sont aussi fragiles que les nôtres, souvent cespiteuses, souvent aussi enduites d'une mucosité qui en rend la cueillette positivement impossible. J'ai pu remarquer que cette mucosité est sans doute un fait d'adaptation, car si les Mycènes sèches sont éphémères, les visqueuses durent plusieurs jours, cette glu qui les enveloppe les protégeant contre une dessiccation qui peut être instantanée, dans des milieux où la température peut atteindre 40° aux heures chaudes du jour. On est surpris également de voir les Hygrophores croître sur le bois mort. Ce sont des formes analogues à notre *H. conicus*. Et sur les mêmes stations des Lactaires annelés et de petites Russules, ou du moins des Champignons qui leur ressemblent. Mais rien sur le sol, pour la bonne raison que dans les forêts tropicales que j'ai vues, il n'y a pas de sol. Les arbres croissent entre les roches nues, et il n'y a quelque chose qui ressemble à de la terre qu'entre les racines des vieux arbres, où s'accumule un peu d'humus, et où j'ai trouvé de très jolies Lépiotes. Les seuls Champignons terrestres que j'aie découverts en forêt sont des *Russula* (probablement *cyanoxantha*) dans diverses plantations d'Eucalyptus.

La Réunion a la chance de posséder en son centre un énorme massif montagneux d'origine volcanique, et tous les jours, entre 1 600 et 1 800 mètres se forme un anneau de nuages qui se résout en un fin brouillard d'une blancheur aveuglante. On dit alors qu'il « farine ». C'est dans cette zone que croissent les Fougères arborescentes, qui sont peut-être les plus beaux végétaux de la Création. Elles ont une noblesse, une majesté, une perfection de port, dont on sent qu'elles ont été rodées et mises au point par des millions de siècles. On pourrait penser que cette zone humide doit être riche en Champignons. Or il n'en est rien. Comme à Madagascar, on y voit des Mycènes et des Marasmes, mais en bien moins grand nombre. Ici, les Champignons les plus fré-

Source : MNHN, Paris

quents semblent être les Rhodophylles, établis eux aussi sur le bois pourri. Malheureusement, ils ont des physionomies aussi indistinctes que les nôtres, et il faudrait une âme d'apôtre ou de saint pour se mettre à leur ingrate étude. Il est vrai qu'Henri Romagnesi s'est mis à ceux de Madagascar. Mais tout le monde n'est pas capable de tels héroïsmes, qui supposent à la fois un désintéressement et une passion dont nos contemporains font de moins en moins habitude. Profitons-en pour lui exprimer ici tout le respect qu'il mérite.

On trouve quand même des Champignons hors des forêts. Dans l'île d'Anjouan, où se voient de merveilleuses prairies au bord de torrents qu'on croirait descendus des Alpes s'ils n'étaient accompagnés de cocotiers et de manguiers gigantesques, j'ai vu toutes sortes de Lépiotes et de Psalliotes. Les plus communes des Lépiotes ressemblent à notre *cristata*, mais de bonne odeur. D'autres enfin étaient roses, visqueuses, et j'aurais opté pour des *Limacella* si elles n'avaient montré un mamelon pointu qui en faisaient des Lépiotes quand même. Quant aux Psalliotes, je crois bien que c'était tout bonnement des *campestris*, pour autant qu'on ose désormais, après les travaux modernes sur ce genre difficile, donner encore un nom à l'un ou l'autre de ses individus.

De même à la Réunion, où j'ai vu après un superbe cyclone la pelouse de la Préfecture se couvrir de Lépiotes semblables à des réductions de *gracilenta*, et la Plaine de Cafres tapissée de *Ps. campestris*. Sans parler de *Volvaria esculenta*, qui croît en masses compactes sur les débris de distillation de *Geranium fragrans*, si bien qu'on l'appelle là-bas « Champignon du géranium ». C'est d'ailleurs un comestible très recherché et dont il se fait une consommation considérable. Un autre comestible qui se vend à des prix exorbitants est un Auricularia, voisin de notre oreille de Judas, mais violacé, et que les Chinois de l'île achètent à n'importe quel cours. Ils raffolent de sa consistance à la fois coriace et mucilagineuse.

A Madagascar même, dans les prairies qu'on appelle là-bas des « tanètes » et où les touffes d'herbe rébarbative sont distantes de 50 cm au moins, je n'ai vu que deux espèces : d'abord notre *Panaeolus separatus*, dont les chapeaux d'un blanc éclatant brillent de loin au soleil. Ils sont curieux parce qu'ils traversent ou soulèvent les bouses de zébus qui sont leur milieu obligé. Et puis çà et là une petite Omphale jaune, émergeant du sable, et naissant d'un sclérote gros comme un pois. Adaptation à la sécheresse, évidemment.

Source : MNHN, Paris

Je me rends compte, après ce bref survol, que j'ai vu bien peu de chose, et que mon expérience de mycologie tropicale est horriblement fragmentaire. Je n'ai sans doute pas rencontré le centième des espèces intéressantes ou caractéristiques. Il faudrait, quand on va dans ces îles, n'avoir pas autre chose à faire, et pouvoir être guidé par un personnage compétent. Mais il faut songer que ni la Réunion ni les Comores n'ont jamais été visitées par un mycologue. Si Madagascar a eu plus de chance, encore faut-il pouvoir quand on y est mettre la main sur un mycologue présent, et je n'ai jamais eu ce privilège. De sorte que ce que j'ai vu, je l'ai vu au hasard, avec une précipitation indigne d'un tel sujet, et ce que j'ai observé ne l'a été que par occasion et par pure fortune.

Et puis, il faut bien l'avouer, on est dans ces pays tellement hypnotisé par le prestige des plantes à feuilles (je défie quiconque de résister à la contemplation d'un Alluaudia, d'un Typhonodorum, d'un Didierea, d'une Orchidée ou d'un Nepenthès) qu'on doit faire effort pour penser encore aux Champignons, dont la beauté n'est pas proportionnée à celle de la Flore. Je ne veux pas dire que les Champignons tropicaux soient moins dignes d'intérêt que les nôtres, mais ce que j'en ai vu me fait penser que pour ce qui est de la mycologie, nous autres habitants des pays tempérés avons tout de même la bonne part. Le cortège somptueux de nos Amanites, de nos Cortinaires, de nos Hygrophores, de nos Bolets, ne semble pas avoir d'équivalent sous l'Equateur. J'en trouve une preuve évidemment bien personnelle dans le mécanisme même de mon subconscient : quand il m'arrive de rêver à mes forêts ou simplement de m'en souvenir, s'il s'agit de mes sapinières du Jura ou de nos hêtraies, je ne puis les imaginer sans leur étonnant tapis de cryptogames, qui en fait la plus riche parure. Mais si je pense à celles de la Réunion ou de Madagascar, je revois par la pensée, sous l'ombre des tamarins et au pied des grandes fougères foisonner les bégonias, les aroïdées énormes, les grappes des orchidées qui tombent des branches, les makis ironiques qui aboient dans les arbres, les grenouilles qui coassent furieusement au coucher du soleil, les perroquets qui chantent comme des merles de chez nous, et cette touffeur moite, à la fois mortelle et délicieuse dont on garde la nostalgie sa vie durant, si une seule fois on a pu la connaître. Les Champignons qui sont ici l'essentiel ne sont là qu'un accessoire presque insignifiant et que fait oublier tout le reste du spectacle. Sur une scène où se meuvent tant de

Source : MNHN, Paris

personnages extraordinaires, ils ne sont plus que des utilités, et il faut revenir dans nos climats tempérés pour qu'ils retrouvent leur vraie place et leur vrai rôle. Serait-ce un blasphème mycologique de parler ainsi? Ou bien suis-je trop ignorant pour avoir pu comprendre? Ou bien suis-je passé à côté des objets les plus intéressants sans les voir et sans savoir les trouver? Tout est possible. Mais surtout je crois que ma demi-déception est venue de ce que je m'attendais à une trop belle révélation. Un sage ne se serait attendu à rien du tout. Il aurait ensuite joui de ses découvertes sans parti pris. Mais vraiment, la Nature me semble avoir pris plus de soin dans ces pays brûlants des Phanérogames que du reste, et on lui en veut presque d'avoir fait si peu d'efforts. Je voudrais qu'il y crût des Pezizes grosses comme des obusiers, des Amanites grandes comme des parapluies, des Clavaires arborescentes. Et on se trouve réduit à des Mycènes ridicules, à des Marasmes insignifiants, ou à des Polypores comme tous les autres. On a le sentiment fâcheux d'avoir été triché sur la marchandise. Ce qui n'empêche qu'on voudrait y retourner au plus tôt, avec l'espoir de s'être trompé et de pouvoir réformer son jugement. C'est ce que je souhaite ardemment à tous mes lecteurs et qu'ils puissent corriger mon impression première, qui ne demande qu'à devenir une impression seconde, et toute différente.

G. Becker.

Source : MNHN, Paris

Chronique historique

■

UN ASCOMYCÈTE EN DAUPHINÉ

Quand dans la préface de son beau livre (1) M. Roger Heim écrit à propos du monde prodigieux des Mycètes : « Bien d'autres êtres vivants pourraient leur envier leur popularité devant l'Histoire » l'éminent Maître de la Mycologie ouvre un étonnant dossier, d'un rare et prenant intérêt.

De ce monde singulier — et qui n'a pas fini de nous surprendre — nous allons dans cette brève chronique régionaliste évoquer celui de ses représentants dont l'historique reste peut-être, le plus chargé de dramatique et de merveilleux, *Claviceps purpurea*. L'Ergot. Et combien celui-là mérite-t-il ce vocable de *Fungus* « tueur », mais aussi « faiseur de mutilés et de lamentables ». C'est aux environs de l'an mil qu'il fit son entrée parmi les fléaux de l'Humanité. Oh ! une apparition, pour lui, bien discrète. Car, il faudra des siècles pour que les premiers soupçons s'éveillassent et, longtemps encore pour apporter les preuves de sa culpabilité.

Mais les faits sont là. Une tragédie qui va s'allonger sur plus de sept siècles, avec des périodes de longues rémissions et de soudaines reprises. Ci et là, elle persistera jusqu'à nos jours.

Nous nous en tiendrons à deux dates : 1095 et 1709 et nous resterons chez nous, en Dauphiné. C'est par l'hagiographie qu'il nous faudra préluder.

De tous les maux par elle endurés, et Dieu sait s'il en fût ! le Feu Saint-Antoine est le seul qui marquera indélébilement notre province. Et, l'église abbatiale de Saint-Antoine d'Isère debout, malgré les mutilations des hommes et les outrages du temps, garde vivant pour nous ce passé tragique. Superbement. Au témoignage même d'un de ces ouvrages fervents qu'avec le goût et l'érudition que l'on sait M. Georges Pillement a consacrés aux trésors artistiques de la *France Inconnue* (Sud-Est).

---

(1) Roger Heim. — Champignons Toxiques et Hallucinogènes. N. Boubée, Paris, 1963. Le chapitre XIV est consacré à l'Ergotisme et à l'Ergot et aux découvertes si récentes encore des corps chimiques responsables.

Source : MNHN, Paris

Lieu d'élection. Voici comment.

A la fin du XIe siècle de notre ère, l'on vit s'abattre soudainement sur nos territoires éperdus une non pareille calamité de laquelle plusieurs chroniqueurs nous ont conservé le terrifiant tableau. C'était une maladie inconnue, infernale : *Ignis Infernalis!* une sorte de feu caché, *ignis occultus*, qui s'attaquait principalement aux membres, les inférieurs surtout et les séparait du tronc « après les avoir brûlés ». Ces membres, noirs et secs, comme calcinés, *tombaient d'eux-mêmes*. Et, le malheureux, s'il en réchappait demeurait mutilé. Non sans avoir enduré de crucifiantes douleurs. Contre ce mal, de soulagement, point. Humainement.

Mais là, reposaient, rapportés de Constantinople depuis plusieurs années, les ossements d'un des meilleurs serviteurs de Dieu, le Patriarche des Cénobites, Antoine le Grand. Et les persécutés, de se faire porter devant la fierte d'espérance. Aussitôt de merveilleuses cures répondent à l'appel des orants. Les « domaigés du feu géhennal » se pressent en si grand nombre que la place manque pour les loger. C'est alors que Gaston « noble homme », aidé de quelques-uns de ses pairs, décide de consacrer sa vie au soin et à l'entretien de ces calamiteux, à la suite d'une vision fameuse où Saint Antoine, lui-même, lui a dicté ses commandements. Surgira cette « Maison de l'Aumône », berceau de l'ordre des Antonins ou Antonistes. Iceluy viendra enrichir l'Eglise d'un puissant et resplendissant rameau de charité qui ne s'éteindra qu'à la veille de la Révolution, après une incroyable fortune par toute la Chrétienté.

Du haut du ciel, l'anachorète de Colzim veille au salut de ses suppliants. Le vin répandu sur ses reliques — le saint vinage — acquiert l'ineffable pouvoir de guérir. Frappé désormais à l'effigie du coelicole, le fléau deviendra le Feu Saint-Antoine, l'une des nombreuses appellations du *Mal des Ardents* et, de loin, la plus populaire.

Cependant les Chroniqueurs avaient, tous, déjà noté la concomitance des flambées de ce feu avec les temps amers des dérèglements atmosphériques et des folles faims.

*
**

Et les voici s'élever à nouveau ces « tempêtes de la faim » dont parle Esprit Fléchier dans sa lettre pastorale du 18 mai

Source : MNHN, Paris

1709. Année maudite où l'on entendit Massillon clamer du haut de la chaire : « Tandis que les villes et les campagnes sont frappées de calamités, que les hommes créés à l'image de Dieu et rachetés de tout son sang broutent l'herbe comme des animaux et dans leur nécessité extrême vont chercher à travers les champs une nourriture que la nature n'a pas faite pour l'homme et qui devient pour eux une nourriture de mort. »

C'est littéralement le sort des paysans de chez nous. Le Dauphiné apparaît, en ces sombres jours, comme le « pays fou de faim » dont parle Henri Béraud dans son *Bois du Templier Pendu*. Le registre paroissial de Ruy, près Bourgoin, nous montre des misérables pareils à « des carcasses déterrées » arrachant par touffes l'herbe des prés et des bois et trouvés morts, la bouche pleine d'herbes, au bord des chemins. Et l'intendant d'Angervilliers adressera au contrôleur des Finances le 11 avril 1709, cette lettre pathétique : « Je préviens que la plus grande partie des communautés des élections de Vienne, Romans et Montélimart (sic) ne recueilleront pas de quoi semer. Les plus pauvres de ces communautés sont réduits à vivre d'herbes, on assure que s'ils avaient un peu de sel ils corrigeraient par là la crudité de cette nourriture, ce qui éviterait des maladies » (2).

Bien sûr. Mais il était une plante domestiquée, une céréale, de laquelle depuis des temps et des temps, un grand nombre de cantons dauphinois tiraient leur principale subsistance: le seigle, de toujours chez nous, le pain des indigents.

Le seigle. Hélas! le nourricier préféré de cet ergot (3) maléfique, faiseur des ergotismes convulsif et gangréneux, tous deux entrés maintenant dans les cadres nosologiques.

Nombreux furent ceux qui — dans leur détresse — durent accommoder en pain un seigle fortement parasité. Et nous allons retrouver sur le même terroir une maladie exactement semblable au « feu » des vieux âges. Voici le tableau clinique qu'en trace Le Comte, Médecin de l'Abbaye de Saint-Antoine, dont les mémoires compteront avec ceux de son confrère Gassoud et du chirurgien Bossan parmi les plus importants documents que

(2) In *Le Dauphiné*, recueil de Textes historiques, Arthaud. Grenoble 1938, p. 204.

(3) Il convient de ne pas oublier que « l'ergot se rencontre sur de multiples espèces de graminées cultivées et sauvages d'Europe et d'Amérique du Nord, non seulement sur les céréales, et particulièrement sur le seigle plus fréquemment atteint que le blé et l'orge, mais sur l'ivraie, la flouve, le dactyle, le vulpin, les glycérias, le brome, les agropyres » (R. Heim, *op. laud.* p. 279). Sur le rôle probable de l'ivraie, cf. Docteur Albert Garrigues, Les plantes en médecine *Le Seigle et l'Ergot*, Doin, Paris, 1921, p. 117.

Source : MNHN, Paris

nous possédions sur l'épidémie. « Les malades — écrit-il — sentent un feu dévorant au centre de la partie malade qui les brûle et y cause des douleurs intolérables, pendant que l'extérieur est plus froid que la glace. La partie atteinte finit par devenir livide et sans sentiment lorsqu'on la découpe, enfin noire et sèche comme si le feu y avait passé et les chairs ne tombent point en pourriture. »

Et ne retentit-elle pas comme un écho du passé médiéval cette « cinquième observation » du frater Bossan : « Une femme amenée sur son ânesse, ayant frôlé un buisson, sa jambe sphacélée lui tomba sans hémorragie et la malheureuse l'apporta elle-même, entre ses bras, à l'hôpital. » Ces brutales amputations étant l'une des caractéristiques les plus sûres des gangrènes ergotiques, l'identité du Feu Saint-Antoine et de l'ergotisme gangréneux semble démontrée.

Le Feu Saint-Antoine passe à l'actif de *Claviceps purpurea*.

Dr Henry CHAUMARTIN.

INFORMATION

■

INAUGURATION DE LA MABOKÉ

C'est le 27 février 1964 qu'eut lieu l'inauguration de la Station expérimentale du Muséum en République Centrafricaine, au lieu-dit La Maboké, à 5 km du Centre de Recherches agronomiques de Boukoko. La cérémonie se déroula en présence du Président David DACKO, du Président de l'Assemblée Nationale, M. Adama TAMBOUX, de la plupart des Ministres du Gouvernement de la République Centrafricaine, et d'un grand nombre de personnalités africaines et françaises. Le Muséum National d'Histoire Naturelle était représenté par MM. les Professeurs André AUBRÉVILLE et Alfred BALACHOWSKY, le Laboratoire de Cryptogamie du Muséum par MM. Pierre FUSEY, chef de travaux, Roger CAILLEUX, assistant, et Pierre PUJOL, détaché au centre de Boukoko.

Devant le péristyle du Laboratoire, après que les deux hymnes nationaux eurent retenti, le Professeur Roger HEIM salua le Président

Source : MNHN, Paris

DACKO et les personnalités présentes en prononçant une allocution où étaient d'abord évoquées les origines, l'esprit, les gloires et les voies du Muséum : « Créé par Louis XIII et par Richelieu contre le dogmatisme de la Faculté de Médecine de Paris, revivifié par la Révolution Française et par la Convention Nationale, il conserve aujourd'hui ce caractère libéral, polyvalent, vivant à la fois de tradition et d'histoire, et, d'autre part, d'avant-garde, qui en fait un Etablissement unique au monde, comme le Collège de France, un établissement où le souffle de de la liberté, de l'indépendance, du travail entre largement par les fenêtres ouvertes. La ruche d'abeilles est son symbole. — Les plus grands naturalistes ont été les siens : Buffon, Tournefort, Cuvier, Lamarck, Jussieu, Geoffroy Saint-Hilaire; la chimie de Lavoisier s'est instaurée avec Fourcroy dès la fin du XVIIIe siècle au Jardin des Plantes; la radioactivité y est née avec H. Becquerel; la physiologie moderne avec Claude Bernard. Et combien d'autres découvertes ont jalonné l'élévation progressive du Cabinet du Roi, du Jardin des Plantes et Muséum National, qui n'ont fait qu'un même établissement dont les quatre points cardinaux sont :

la recherche désintéressée pour tout ce qui concerne l'histoire naturelle, la biologie, les sciences de la Terre et les sciences de l'Homme, la physique et la chimie appliquées à l'histoire de la vie,

l'enseignement libre et populaire,

la muséologie et la conservation des œuvres de la Nature,

enfin, *la prospection méthodique* à travers le monde, et particulièrement à travers l'Afrique, des richesses que celle-ci doit utiliser et faire fructifier pour son profit, car elles lui appartiennent. »

Ensuite le Professeur Roger HEIM s'adressant au Président DACKO, le remercia en ces termes : « Cette réalisation, nous l'avons amorcée et menée jusqu'à ce jour grâce à vous. Vous lui avez donné votre plein appui, choix du lieu, terrain obtenu, ouverture vers une collaboration intime autour de problèmes qui vous intéressaient d'autant plus que vous êtes resté naturaliste dans l'âme et que le souci du bien-être de votre peuple est constamment présent à votre esprit. Or, c'est bien du sol, du climat, de la forêt, des cultures, que peuvent naître les plus heureux lendemains pour votre pays, ceux qui permettront à chacun de vivre dans le travail et la dignité. » Ses remerciements vont alors à Mlle Janine CHARPENTIER et à Michel SACCAS qui, « avec cette obstination efficace et ce goût de la réussite qui sont siens, m'apportait et apportait à l'œuvre à accomplir, le réalisme de son action. Sans lui, La Maboké ne serait encore que du domaine de l'espoir et peut-être même du renoncement. — En moins de trois ans, ce laboratoire a été construit dans ce cadre wagnérien de la grande forêt oubanguienne, avec l'aide exclusive des ouvriers africains, des capitats, des manœuvres de La Lobaye. A ces modestes artisans, je dis aujourd'hui qu'ils ont réalisé un travail africain inspiré d'un plan qui fait appel

Source : MNHN, Paris

à la Nature africaine : les bois de votre forêt, le sable des rives de vos ruisseaux, les pierres de latérite extraites du sol même de la concession.

Bien sûr, il a fallu des guides. Avec Michel Saccas, mon excellent collaborateur Pierre FUSEY y a mis beaucoup de son bon sens et de son intelligence. Il a su choisir entre les hésitations qui parfois découlaient de solutions diverses, et trouver les meilleures. Dans cette tâche, nous avons été aidés par les conseils judicieux ou par les présences d'une surveillance active. »

Et le Professeur Roger HEIM remercie à leur tour plusieurs organismes privés qui ont apporté leurs crédits : Compagnie Générale d'Electricité, E.D.F., F.A.C. grâce à l'intervention de M. Francis BOUR, C.N.R.S. et Enseignement Supérieur. Enfin, il expose le programme de la nouvelle Station et conclut : « L'énoncé du programme vous montrera les larges limites de notre ambition. Avant tout, servir le Pays qui nous accueille. Tout d'abord, la raison première : la tropicalisation, c'est-à-dire la protection des matériaux contre les agents nuisibles, champignons, bactéries, insectes; la conservation des bois, des fibres, des matières plastiques, du verre, des disques de phonographes, des pare-brise de véhicules, des pellicules photographiques, des peintures, du cuir sous le climat tropical. Mettre au point des cultures de champignons comestibles, la volvaire (1), si abondamment utilisée en Extrême-Orient, la psalliote tropicale (2), qui pourraient servir l'une et l'autre à l'alimentation locale des Africains et des Européens. L'Entomologie appliquée, dont l'un des objectifs concerne la lutte biologique contre les ennemis des cultures; la capture et l'étude de petits mammifères qui peuvent être porteurs de virus.

Bien entendu, les inventaires floristiques et faunistiques sont à la base de toutes les investigations appliquées qui pourront trouver leur usage dans ce Centre. S'y appliqueront l'étude des insectes dont la richesse est aussi exceptionnelle que peut l'être la composition de la forêt ancienne, des champignons et de leurs usages, des orchidées africaines qui sont souvent des miniatures précieuses d'un groupe qui n'est pas dépourvu de possibilités commerciales, des ennemis des cultures et des arbres forestiers, enfin le relevé et l'examen approfondi de la faune des poissons de la Lobaye et de l'Oubangui. Une mention toute particulière doit être faite aussi à propos de l'ethnobotanique, des plantes médicinales et de leurs usages, des études chimiques qui peuvent en résulter et qui nous entraîneront, nous voulons l'espérer, à préconiser la culture de certaines de ces plantes qui pourrait être une ressource pour ce pays. Je ne parle pas de la microbiologie des sols et de ses applications en agronomie. »

En terminant le professeur HEIM fit appel, auprès des Africains et des Français « à la fidélité dans l'estime et l'affection dans la confiance ».

(1) Il s'agit de *Volvaria esculenta* Mass..
(2) Il est fait ici allusion au *Psalliota subedule*.

Source : MNHN, Paris

Le Président DACKO prit ensuite la parole en précisant les perspectives de son pays : « De tous les Etats africains francophones, la République Centrafricaine est la première qui soit dotée d'un laboratoire du Muséum d'Histoire Naturelle. — Vous connaissez la République Centrafricaine et son peuple. Vous ne devez pas ignorer nos multiples soucis, dont les principaux sont d'ordre matériel. Partout, dans nos hameaux, monte encore l'écho de la misère du peuple que nous devons combattre à tous les prix. Devant ces préoccupations d'aujourd'hui, de demain, de l'année, que nous devons résoudre en priorité, on comprend mal que nous soyons dotés d'un laboratoire aussi moderne et aussi confortable.

On s'étonnerait de voir qu'un gouvernement d'un pays sous-développé comme le nôtre accepte une telle réalisation dont la mission primordiale est la recherche fondamentale. Mais cet étonnement ne s'explique plus lorsque, à votre programme, s'inscrit aussi la recherche appliquée dont l'adaptation aux besoins de la République nous aidera à donner des solutions à certains des nombreux problèmes qui se posent à nous.

Bien mieux, dans quelques années à venir, nous ouvrirons des Facultés, notamment la Faculté des Sciences; la Station de Boukoko et le Laboratoire de La Maboké auront aussi pour mission de préparer le matériel scientifique destiné à ces facultés.

Mais un de nos principes politiques est « Zo Kwe Zo », et nous sommes par principe acquis à tout ce qui peut rapprocher les hommes. Les sciences ne sont-elles pas les facteurs sans borne de ce rapprochement que nous souhaitons? »

Dès que les applaudissements eurent cessé, le Président DACKO épingla la rosette d'officier du Mérite Centrafricain sur la poitrine des Professeurs AUBRÉVILLE et BALACHOWSKY.

La réception sur les vastes pelouses de la grande clairière qui entoure le laboratoire se déroula ensuite, jusqu'à une heure tardive, tandis que les musiques de Wagner et de Bach retentissaient sous les ombrages des arbres géants jusqu'au moment où la tornade du crépuscule dispersa les derniers invités et les Africains du village voisin.

La station expérimentale de La Maboké était inscrite désormais parmi les institutions scientifiques de l'Afrique Noire.

Source : MNHN, Paris

Jacques DUCHÉ
(1901-1964)

■

Jacques DUCHÉ a succombé le 17 mars 1964, à une crise cardiaque qui l'a terrassé dans son sommeil.

Nous rappellerons ici ce que le Laboratoire de Cryptogamie du Muséum et la *Revue de Mycologie* doivent à ce collègue à la complaisance duquel on ne faisait jamais appel en vain et qui apporta au fonctionnement et à la rédaction de notre périodique, durant les premières années de sa parution, une collaboration dévouée et constante.

Jacques DUCHÉ avait accompli ses études secondaires au Collège Chaptal où il prépara le concours d'entrée à l'Ecole Municipale de Physique et Chimie de la Ville de Paris. Il en sortait ingénieur en 1923 et entrait au Service des Eaux de la capitale en même temps qu'il pénétrait au Laboratoire de Cryptogamie à titre bénévole et où nous logeâmes ultérieurement son service. Ensemble, nous y préparions le développement de la mycothèque de la Chaire que dirigeait alors le Prof. Louis MANGIN : ce fut le point de départ de cette collection aujourd'hui réputée. C'est à cette époque que le Dr M. LANGERON m'ayant demandé de lui indiquer un candidat à un poste de préparateur à la Faculté de Médecine de Paris, je crus pouvoir pousser J. DUCHÉ dans cette voie. Celui-ci ne tarda pas à s'intéresser aux mycoses, et devint bientôt un collaborateur estimé du Prof. GOUGEROT. Chaque semaine il recevait de nombreux malades à l'Hôpital Saint-Louis et ne tarda pas à acquérir une réputation dans la connaissance des mycoses humaines. Ainsi orienté, il eut le courage de préparer sa médecine, et de conduire à bien de telles études. Il soutenait d'autre part une importante thèse de doctorat ès-sciences sur les *Actinomyces* du groupe *albus* (1934), genre auquel il s'attacha pendant de nombreuses années.

Un peu plus tard, lors de la fondation de la Revue de Mycologie, il publia dans ce périodique de nombreuses mises au point sur les mycoses.

On pouvait penser que Jacques DUCHÉ avait trouvé sa voie et que son avenir lui était ouvert à la suite du Prof. GOUGEROT ; mais

Source : MNHN, Paris

intéressé de plus en plus par la microflore des sols, DUCHÉ crut pouvoir découvrir de ce côté un sillon mieux susceptible de répondre à son large clavier de connaissances, à la fois physico-chimiques, biologiques et médicales. Peut-être eut-il tort de s'attaquer aux problèmes de microbiologie agronomique et de ne pas limiter ses études à un territoire mieux circonscrit. En 1951, il était nommé maître de conférences de microbiologie à l'Institut agronomique, en même temps qu'il conservait son poste de maître de recherches au C.N.R.S. Mais, bientôt, il allait connaître de pénibles difficultés au sein du Ministère de l'Agriculture où des complications administratives, que les bureaux furent incapables de résoudre, le conduisaient à abandonner son poste en faveur d'un titulaire qui l'avait précédé et qui retrouvait une situation à laquelle il avait momentanément renoncé. C'est tout récemment que le Conseil d'Etat faisant droit à l'exigence légitime de Jacques DUCHÉ, le réintégrait à sa place comme maître de conférences à l'Institut agronomique. Mais les difficultés auxquelles DUCHÉ s'était trouvé si directement mêlé durant plusieurs années avaient sans nul doute profondément altéré sa santé. On peut dire qu'il a succombé sous le poids des ennuis suscités par une administration qui ne l'avait pris en charge que pour le rejeter sans précaution.

Certes, on peut regretter que cet homme de science, dont la droiture un peu brutale, atteignant parfois la causticité, avait suscité plus d'une opposition, n'ait pas su se limiter au domaine initial où il avait acquis une indiscutable maîtrise : celui des mycoses. Sans doute son tempérament l'entraînait-il à se disperser sans pouvoir faire face à la multiplicité des intérêts qu'il portait à tant de questions soulevées, mais nombreux furent ceux qui purent juger de sa compétence indicutable en matière de champignons pathogènes de l'homme, de son érudition solide sur les micromycètes et les actinomycètes. En raison des difficultés qu'il eut à vaincre dans une carrière pleine de soubresauts, J. DUCHÉ n'a pas livré ce qu'on était en droit d'attendre d'un homme dont le savoir, peut-être un peu trop mécanisé, était cependant fort vaste, mais tous ceux qui l'ont connu ont su apprécier l'amabilité et le désir d'être utile qu'il témoignait à ceux qui venaient chercher auprès de lui conseils ou précisions. Pour nous, ce sont avant tout les regrets inspirés d'une amitié lointaine, née depuis le collège, que nous traduirons à l'égard d'un homme dont la vie, trop brève, a été liée constamment à une ferveur innée pour la recherche et la connaissance.

Source : MNHN, Paris

Ajoutons que J. DUCHÉ avait été nommé récemment Directeur du Laboratoire à l'Ecole Pratique des Hautes Etudes. Rappelons enfin que sa position dans la Résistance, son inébranlable patriotisme achevaient de donner à ce tempérament quelque peu difficile, les meilleures raisons de susciter l'estime et la sympathie.

R. HEIM.

UNE NOTE RECTIFICATIVE

A PROPOS DE *PHIALOPHORA*

Dans un travail récent, C. MOREAU (*Rev. Mycol.* 1963, **28**, 260-276) a donné de deux espèces de *Phialophora* des images qui apparaîtront surprenantes à qui connaît bien ces formes imparfaites. Les figures en cause correspondent à des isolements que j'ai effectués il y a fort longtemps puis déposés à la Mycothèque du Muséum. Je les ai revus voici trois ans, non sans quelques surprises, et les ai à nouveau classés. Malheureusement, C. MOREAU n'a pas eu connaissance de cette révision dont voici l'essentiel.

L'isolement n° 881 représenté p. 266 dans la note ci-dessus est *P. fastigiata* (Lagerb. et Melin) Conant alors que *P. obscura* (Nannf.) Conant dont la figuration originale est trompeuse, mais que nous avons examiné sur une souche authentique reçue de Baarn, possède des caractères complètement différents. Les phialides sont solitaires, élancées, le plus souvent progressivement rétrécies en un long bec grêle terminé par une collerette à peine distincte. Les conidies étroites, plus ou moins arquées sont bi-guttulées et presque cylindriques.

Quant à l'isolement n° 882, complètement modifié, je n'ai pas cherché à le nommer, mais il paraît à C. MOREAU « très voisin, sinon identique au *P. atra* van Beyma ». En tous cas, ce ne peut être *P. lagerbergii* (Melin et Nannf.) Conant dont nous avons donné ici même une figure voici quelques années (LE GAL et MANGENOT, *Rev. Mycol.* 1961, **26**, p. 302).

Ces rectifications indispensables ne modifient d'ailleurs en rien les conclusions de C. MOREAU dont le but était de prouver l'appartenance de *P. cinerescens* (Wr.) van Beyma au genre *Phialophora*.

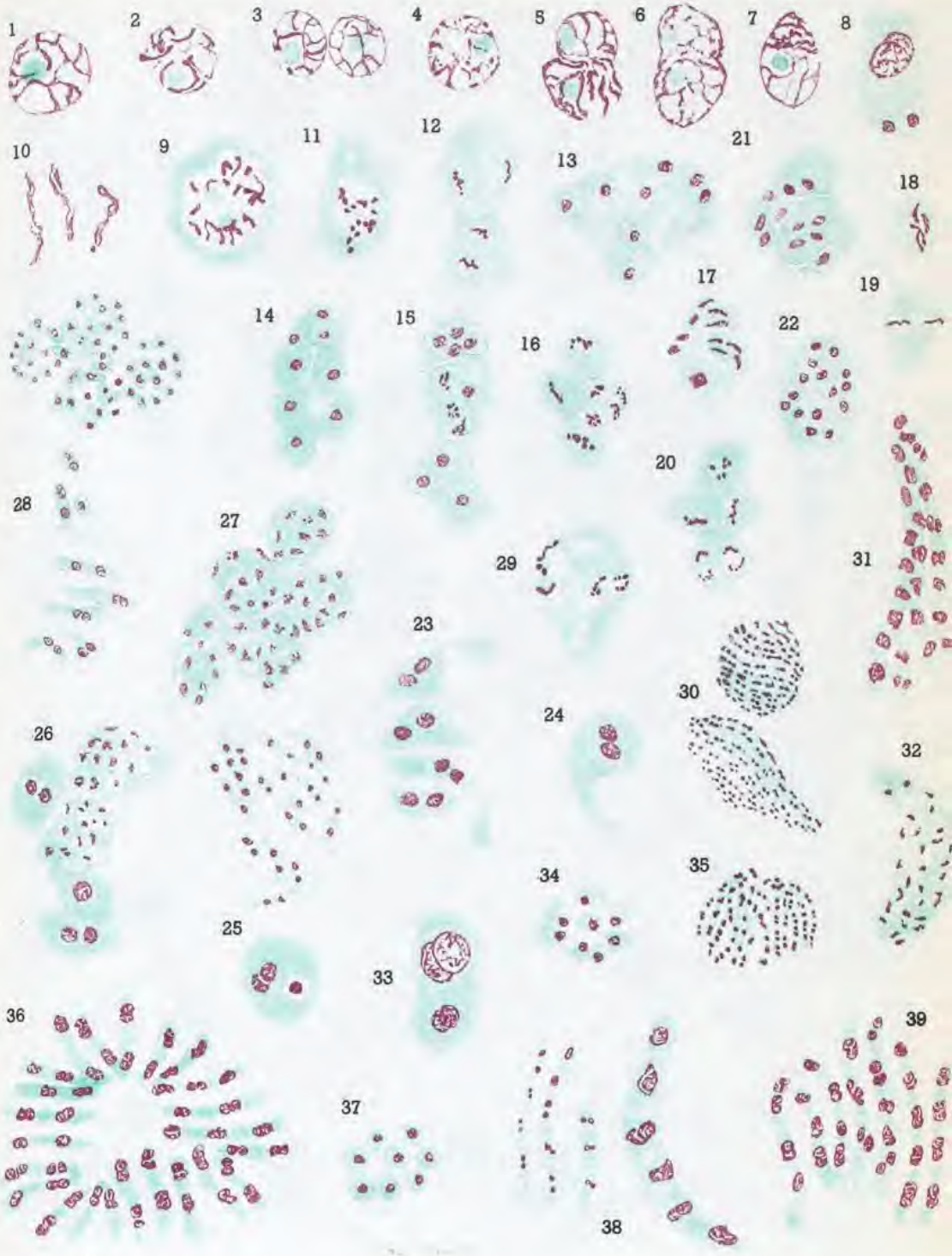
E.N.S.A. Nancy, mai 1964. F. MANGENOT.

Le rédacteur en chef et le gérant de la Revue : Roger HEIM, P. MONNOYER

IMPRIMERIE MONNOYER — LE MANS

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris



P. Heim del. Imp. Lahure.

Le noyau chez les Urédinées

BIBL. DU MUSEUM HIST. NAT.

Source : MNHN, Paris